





LIBRARY SMITHSONIAN INSTITUTION NOTIILITSLNI NINOSHILWS SAIOVODI LEOINOTIOT

RL
B 716
SI
NH

LES BATRACIENS DE MADAGASCAR

par

J. GUIBÉ

Professeur honoraire au Muséum National d'Histoire Naturelle,
Paris



BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN, Nr. 11
1978

Herausgeber:
ZOOLOGISCHES FORSCHUNGSMUSEUM
UND MUSEUM ALEXANDER KOENIG
BONN

BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN

Die Serie wird vom Zoologischen Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig herausgegeben und bringt Originalarbeiten, die für eine Unterbringung in den „Bonner Zoologischen Beiträgen“ zu lang sind und eine Veröffentlichung als Monographie rechtfertigen.

Anfragen bezüglich der Vorlage von Manuskripten und Bestellungen sind an die Schriftleitung zu richten.

This series of monographs, published by the Zoological Research Institute and Museum Alexander Koenig, has been established for original contributions too long for inclusion in „Bonner Zoologische Beiträge“.

Correspondence concerning manuscripts for publication and purchase orders should be addressed to the editor.

L'Institut de Recherches Zoologiques et Museum Alexander Koenig a établi cette série de monographies pour pouvoir publier des travaux zoologiques trop longs pour être inclus dans les „Bonner Zoologische Beiträge“.

Toute correspondance concernant des manuscrits pour cette série ou des commandes doivent être adressées à l'éditeur.

BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN, Nr. 11, 1978

Preis 35 DM

Schriftleitung/Editor:

Dr. H. E. Wolters

Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig
Adenauerallee 150—164, 5300 Bonn, Germany

Druck: Bonner Universitäts-Druckerei

LES BATRACIENS DE MADAGASCAR

par

J. GUIBÉ

Professeur honoraire au Muséum National d'Histoire Naturelle,
Paris

BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN, Nr. 11
1978

Herausgeber:

ZOOLOGISCHES FORSCHUNGSMUSEUM
UND MUSEUM ALEXANDER KOENIG
BONN

TABLE DES MATIERES

Introduction	5
Systématique	8
Famille des Ranidae	9
Famille des Rhacophoridae	11
Famille des Microhylidae	92
Références bibliographiques	134
Index	141

INTRODUCTION

En raison des vents dominants auxquels elle est soumise, soit l'alizé du sud-est, l'île de Madagascar comporte deux grandes régions climatiques; l'une orientale ou au vent, constamment humide, correspond au versant est de l'île, aux hauts plateaux du centre et à une petite zone de la côte nord-ouest. L'autre région occidentale ou sous le vent, intéresse la partie occidentale de l'île, elle est abritée de l'alizé et ne reçoit son humidité que par la mousson du nord et du nord-ouest qui, durant l'hiver austral (décembre—avril), provoque des précipitations importantes qui s'atténuent d'ailleurs du nord au sud.

Ces deux grandes régions peuvent, à leur tour, être subdivisées en différents domaines tels que les a défini Humbert (1955).

La région orientale. — Elle est essentiellement constituée par divers domaines couverts par une végétation à feuillage persistant.

A. — **Domaine de l'Est.** Il correspond au versant oriental de l'île jusqu'à une altitude de 800 mètres environ. C'est une zone très humide (2000 à 4000 mm de précipitations annuelles), sa température moyenne est de 24 degrés environ, avec de faibles écarts saisonniers. Elle comporte un cordon littoral de dunes boisées, puis une zone de prairies au — delà de laquelle se développe une forêt dense, sombre, humide variant peu du nord au sud.

B. — **Domaine du Centre.** Ce sont les parties de l'île comprises entre 800 et 2000 mètres d'altitude. L'humidité y varie de 1250 à 1900 mm, elle est abondante durant la période d'octobre à avril, mais en saison sèche des brouillards et des crachins entretiennent un degré d'humidité constant. La portion orientale de ce domaine est encore occupée par la forêt ombrophile, vers l'ouest lui fait place une forêt basse, sclérophile, fortement dégradée.

C. — **Domaine du Sambirano.** Il comprend la partie nord-ouest de Madagascar, depuis les pentes occidentales du massif du Tsaratanana jusqu'à Nosy Bé. On peut considérer ce domaine comme une enclave de la région orientale dans la région occidentale due au fait que l'abaissement de l'altitude au sud de Tsaratanana (seuil de Mandritsara) permet le passage de l'alizé du sud-est chargé d'humidité.

D. — **Domaine des hautes montagnes.** Il est formé par les massifs montagneux dépassant 2000 mètres d'altitude; les températures y sont nettement plus basses que dans les autres domaines et elles subissent, ainsi que le degré hygrométrique, d'importantes variations journalières.

Ces massifs montagneux sont les suivants.

Le *Tsaratana* à l'extrémité septentrionale de la chaîne centrale de Madagascar, massif boisé, très humide, culminant au Maromokotro (2867 m).

Le *Marojezy*, massif isolé dans le nord-est et caractérisé par une très forte pluviosité sur ses pentes orientales.

L'*Ankaratra* qui s'élève au milieu des hauts plateaux jusqu'à 2643 mètres (Tsiafajavona); la forêt y est fortement dégradée et la végétation primitive y a pratiquement disparu.

L'*Andringitra* constitue une chaîne de hautes cimes dépassant 2000 mètres étendue sur une cinquantaine de kilomètres, parallèlement au grand axe de l'île, au dessous du 22° de latitude sud.

L'*Andohahelo*, situé à l'extrême sud de l'île, dans la région de Fort Dauphin, se trouve en fait le point de départ des quatre domaines de l'Est, du Centre, de l'Ouest et du Sud. Alors que ses pentes orientales, fortement humides, présentent les caractéristiques propres aux autres massifs, ses pentes occidentales, beaucoup plus sèches, rappellent les conditions du domaine du Centre et même du Sud.

La région occidentale. — Elle se caractérise par une alternance entre une saison sèche et une saison humide et par une quantité d'humidité décroissante du nord au sud. On peut y reconnaître deux domaines.

A. — **Domaine du sud.** La réduction des précipitations (350 à 750 mm) leur répartition très irrégulière comportant parfois de longues périodes de sécherresse, accentue le caractère xérophitique de ce domaine qui présente parfois une végétation très particulière (*Alluaudia*, *Didierea*).

B. — **Domaine de l'ouest.** Il comporte des formations arbustives à feuilles caduques et des marais à *Raphia*.

L'étude des principales collections batrachologiques malgaches fait ressortir la pauvreté des séries relatives à la plupart des espèces qui ne sont représentées que par quelques spécimens. Le fait est dû à ce que, en dépit du nombre relativement important des récolteurs, ceux-ci, à quelques exceptions près, n'ont recueilli des Batraciens qu'incidence au cours de missions ou de prospections non spécialisées dans les récoltes batrachologiques. D'autre part on remarque que la plupart des récoltes ont été faites dans un nombre restreint de stations caractérisées par leur facilité d'accès et appartenant essentiellement au domaine de l'Est.

Cependant la création en 1946 par le Professeur J. Millot de l'Institut de recherches scientifiques de Madagascar a inauguré le début de recherches coordonnées en vue d'un inventaire faunistique et floristique de l'île. Plus récemment la Recherche coopérative sur programme n° 225 du Centre national de la Recherche scientifique, sous la direction de R. Paulian et consacrée à l'étude des écosystèmes montagnards malgaches, a contribué à étendre nos connaissances sur la faune batrachologique de cette île par la prospection de stations nouvelles.

Cependant si ces recherches permettent, grâce au matériel récolté, une étude systématique des formes actuellement connues, elles sont encore insuffisantes; il demeure en effet de nombreuses régions inexplorées, en particulier dans les domaines de l'ouest et du sud. Dans ces conditions il paraît prématuré de tenter une étude de la distribution de ces formes dans la Grande Ile et d'en tirer des conclusions biogéographiques.

Quand à nos connaissances sur la biologie de ces diverses espèces, leur mode de vie, leur écologie, leur comportement, elles sont des plus restreintes. Leur mode de reproduction est très rarement connu et les quelques renseignements que nous possédons sur leurs caractéristiques larvaires doivent être considérés avec circonspection. En effet il demeure un certain degré d'incertitude quand à la validité spécifique des rares espèces ayant fait l'objet d'élevage. Pour ce qui est des descriptions faites à partir de tétards récoltés dans la nature, les causes d'erreur sont beaucoup trop nombreuses pour que l'on puisse en tenir compte.

Je tiens à exprimer toute ma gratitude à tous ceux qui, par l'envoi de renseignements, de types ou de matériel, m'ont grandement facilité la réalisation de ce travail. En particulier: Ch. P. Blanc ancien Maître de conférences de l'Université de Tananarive, le Dr. E. R. Brygoo, ancien Directeur de l'Institut Pasteur de Tananarive, J. Eiselt du Musée d'Histoire naturelle de Vienne, Miss. A. G. C. Grandison et ses collaborateurs du British Museum, W. Haacke du Musée du Transvaal, K. Klemmer du Senckenberg Museum, H. Marx du Field Museum de Chicago, G. Peters de l'Université Humboldt de Berlin, L. Trueb du Musée d'Histoire naturelle du Kansas, H. Wermuth du Musée de Stuttgart, E. E. Williams du Museum of Comparative Zoology à Cambridge; G. F. de Witte conservateur honoraire des Parcs nationaux à Bruxelles, R. G. Zweifel de l'American Museum de New York.

Abréviations utilisées

- B. M. = British Museum (Londres)
- M. H. N. P. = Muséum d'Histoire naturelle (Paris)
- M. W. = Naturhistorisches Museum (Wien)
- S. M. F. = Senckenberg Museum (Frankfurt/Main)
- T. M. = Transvaal Museum (Pretoria)
- Z. M. U. = Musée Université Humboldt (Berlin)

SYSTEMATIQUE

La faune batrachologique malgache est représentée actuellement par 24 genres, la plupart endémiques, appartenant exclusivement aux Anoures firmisternes et groupés en trois familles: les Ranidés, les Rhacophoridés et les Microhylidés.

Si la première et la troisième de ces familles ne souffrent aucune discussion, il n'en est pas de même pour les Rhacophoridés dont la validité est pratiquement posée depuis la création de la famille. En 1951 Laurent, à la suite d'une étude ostéologique concernant un certain nombre de genres inclus dans cette famille, conclut à sa suppression, ses représentants étant alors répartis soit dans diverses sous-familles des Ranidés, soit dans une nouvelle famille des Hyperoliidés. Ainsi les genres malgaches, jusqu'alors rapportés aux Rhacophoridés, seraient groupés comme suit:

Genres	Sous-famille	Famille
<i>Tomopterna</i> , <i>Ptychadena</i> , <i>Rana</i> .	Raninae	Ranidae
<i>Mantidactylus</i> , <i>Gephyromantis</i> , <i>Trachymantis</i> , <i>Mantella</i> .	Mantellinae	Ranidae
<i>Boophis</i> (<i>Rhacophorus</i>).	Rhacophorinae	Ranidae
<i>Hyperolius</i> , <i>Heterixalus</i> .	Hyperoliinae	Hyperoliidae
<i>Scaphiophryne</i> , <i>Pseudohemisus</i> .	Scaphiophryniinae	Hyperoliidae

Une telle manière de voir n'a pas été suivie par tous les auteurs; les uns adoptent en partie seulement les conceptions de Laurent, les autres (Inger 1967, Schiøtz 1967, Kluge et Faris 1969) tout en reconnaissant la nature hétérogène des Rhacophoridés maintiennent cette famille dans un souci de facilité. Le but de ce travail n'étant pas une étude taxonomique au niveau élevé, j'ai adopté la position de ces derniers auteurs et je retiendrai, pour la faune malgache, les trois familles des Ranidés, des Rhacophoridés et des Microhylidés.

La validité de certains genres, leur attribution à telle ou telle famille a fait également l'objet d'opinions diverses; la question sera envisagée avec chacun d'eux.

Clé des familles

- 1—(4) Diapophyse de la vertèbre sacrée cylindrique.
- 2—(3) Phalange intercalaire aux doigts et aux orteils absente.
..... Ranidae p. 9

- 3—(2) Phalange intercalaire présente aux doigts et aux orteils
 Rhacophoridae p. 11
- 4—(1) Diapophyse de la vertèbre sacrée plus ou moins fortement dilatée
 Microhylidae p. 92

Famille des Ranidae

Clé des genres

— Dents vomériennes en petit groupe entre les choanes. Métatarsiens externes séparés par la palmure. Clavicule robuste, droite. Phalanges terminales pointues *Rana* p. 9

— Dents vomériennes en deux courtes séries, étroitement séparées, entre les choanes. Métatarsiens externes unis. Clavicule robuste, horizontale, droite. Phalanges terminales obtuses. Tubercule métatarsien interne grand et comprimé
 *Tomopterna* p. 9

— Dents vomériennes en deux petits groupes séparés. Métatarsiens externes séparés par la palmure. Clavicules grêles, incurvées, obliques, largement séparées l'une de l'autre. Phalanges terminales pointues *Ptychadena* p. 10

***Rana tigrina* Daudin, 1803**

R. tigrina Daudin, 1803, Hist. nat. Gren. Crap., p. 64, pl. 20 et 1803, Hist. Rept., 8, p. 125 (Bengale. Type perdu).

Espèce de grande taille (170 mm), d'aspect général robuste. Tête aussi large ou plus large que longue, fortement déprimée. Museau arrondi, canthus obtus, région loréale très oblique. Narines équidistantes de l'oeil et de l'extrémité du museau.

Doigts courts et obtus. Orteils obtus. Palmure entière et peu échancrée. Métatarsiens externes séparés. Tubercule métatarsien interne droit et allongé. Articulation tibio-tarsienne ne dépassant pas la narine.

Téguments avec des verrucosités oblongues ou des replis glandulaires sur le dos. Dessous du corps lisse.

Verdâtre ou olivâtre avec des taches sombres diversement disposées. Dessous du corps blanchâtre. Chez le mâle il existe un sac vocal de chaque côté de la gorge et une pelote nuptiale sur la face interne du doigt 1.

R. tigrina est une espèce asiatique introduite à Madagascar depuis la région indienne, elle tend à envahir de plus en plus la région des hauts plateaux.

***Tomopterna labrosa* Cope, 1868**

(fig. 1)

T. labrosa Cope, 1868, Proc. Acad. Philadelphia, 20, p. 138 (Madagascar. Syntypes M. C. Z.).

Pyxicephalus madagascariensis Grandidier, 1878, Ann. Sci. nat., sér. 5, 15, art. 20, p. 9 (Côte ouest de Madagascar. Syntypes M. H. N. P. 1895—246 à 249).

Rana natalensis Boulenger (part.), 1882, Cat. Batr. Sal. Brit. Mus., éd. 2, p. 30.

Espèce d'assez grande taille (♂ 55 mm, ♀ 80 mm), d'aspect massif. Tête robuste à museau arrondi, plus long que le diamètre transversal de l'oeil, canthus indistinct, région loréale oblique. Narines sensiblement équidistantes de l'oeil et de l'extrémité du museau, séparées l'une de l'autre par un espace plus large que l'espace interorbital. Tympan étroit, largement séparé de l'oeil.

Doigts courts et obtus, à tubercules sous-articulaires bien développés. Orteils obtus, le 3 plus long que le 5. Palmure laissant libre une phalange à l'orteil 2, deux phalanges aux orteils 3 et 5, trois phalanges à l'orteil 4. Tubercules sous-articulaires arrondis, saillants. Tubercule métatarsien interne large, aplati, aussi long que l'orteil 1. Pas de tubercule externe. Un tubercule sous le talon. Articulation tibio-tarsienne atteignant l'oeil.

Téguments plus ou moins chagrinés-granuleux, en particulier sur les flancs et la région dorsale postérieure. Quelques replis symétriques sur le dos. Paupières granuleuses ainsi que l'abdomen et la face postérieure des cuisses. Gorge et poitrine lisses.

Brun clair ou gris avec parfois une ligne vertébrale blanchâtre. Des taches sombres plus ou moins symétriquement disposées sur le dos. Une tache en V largement ouverte entre les yeux, envahissant les paupières, une tache blanche étendue de l'oeil à la machoire, des barres transversales sombres sur les cuisses, les tibias, le bord externe du tarse et du métatarse; une tache blanche sur le tympan. Face inférieure blanchâtre, nuagée de brun sur la gorge.

Chez le mâle en période de reproduction il existe une pelote nuptiale d'un noir intense sur la base et la première phalange du doigt 1 et le dessous du corps est tapissé de petites granulations spiniformes noires.

T. labrosa est une forme fousseuse absente de la forêt orientale. On la connaît du domaine de l'ouest (région de Majunga, Belo, Soalala, Diégo-Suarez) et du domaine du sud (environs de Tuléar et de Fort Dauphin). Elle a été trouvée sur les contreforts du massif de l'Ankaratra.

***Ptychadena mascareniensis* (Dum. & Bib., 1842)**

(fig. 2 et 3)

Rana mascareniensis Duméril et Bibron, 1842, Erp. gén., 8, p. 350 (Ile Bourbon. Syntypes M. H. N. P. 4379 à 4382).

Rana idae Steindachner, 1864, Verh. Zool. Bot. Ges. Wien, p. 266, pl. 12, fig. 1.

Rana nigrescens Steindachner, 1864, ibid., p. 268, pl. 12, fig. 2.

Espèce de taille moyenne. Tête un peu plus longue que large à museau acuminé, canthus arrondi, région loréale verticale. Narines équidistantes de l'oeil et de l'extrémité du museau. Espace oeil-narine égal à l'espace internarinal.

Doigts grêles, orteils longs. Palmure moyenne. Tubercule métatarsien interne petit, pas de tubercule externe. Articulation tibiotarsienne atteignant au moins l'oeil.

Téguments dorsaux lisses avec 6 à 8 plis glandulaires longitudinaux.

Coloration variable. Brun olivâtre avec des taches dorsales sombres plus ou moins quadrangulaires, parfois une ligne vertébrale claire. Pattes barrées de sombre, face postérieure des cuisses marbrée. Dessous du corps blanchâtre.

Chez le mâle il existe deux sacs vocaux externes dont les ouvertures sont parallèles à la mandibule et se terminent en arrière au dessus de la racine du bras (type supère).

Pt. mascareniensis est très commune en toutes régions.

Famille des Rhacophoridae

Clé des genres malgaches

- 1—(12) Dents maxillaires présentes.
- 2—(11) Métasternum et sternum pourvus d'un style osseux.
- 3—(8) Style osseux du sternum largement bifurqué ou échancré à sa base; style métasternal court, plus ou moins échancré à sa base (fig. 6).
- 4—(7) Métatarsiens externes largement séparés par la palmure sur toute longueur (fig. 12).
- 5—(6) Dilatations terminales des doigts et des orteils avec un sillon terminal circulaire incomplet sur la face inférieure (fig. 12 et 15)
..... *Aglyptodactylus* p. 12
- 6—(5) Dilatations terminales des doigts et des orteils avec un sillon complet sur leur face inférieure (fig. 13) *Mantidactylus* p. 13
- 7—(4) Métatarsiens externes plus ou moins étroitement unis (fig. 84)
..... *Gephyromantis* p. 45
- 8—(3) Style osseux du sternum ni bifurqué, ni échancré à sa base.
- 9—(10) Dents vomériennes en général présentes. Doigts et orteils le plus souvent palmés *Rhacophorus* p. 59
- 10—(9) Dents vomériennes toujours absentes. Doigts et orteils libres. Tête volumineuse, plus large que le tronc. Téguments fortement granuleux.
..... *Trachymantis* p. 78
- 11—(2) Métasternum cartilagineux, sans style osseux.
- 12—(1) Dents maxillaires absentes.

- 13—(14) Doigts et orteils sans trace de palmure. Pupille horizontale *Mantella* p. 81
 14—(13) Doigts et orteils palmés.
 15—(16) Pupille verticale *Heterixalus* p. 84
 16—(15) Pupille horizontale *Hyperolius* p. 87

Genre ***Aglyptodactylus*** Boulenger, 1918

Aglyptodactylus Boulenger, 1918, Proc. Zool. Soc. London, p. 257.

Le genre a été créé pour une espèce d'A. Duméril, *Limnodytes madagascariensis*, très proche de *Mantidactylus* mais caractérisée par l'absence de sillon circulaire complet sur la face inférieure des dilatations terminales des doigts et des orteils. En 1943 Laurent attribue à *Aglyptodactylus* le rang de sous-genre, à mon avis il existe un ensemble de caractères qui permettent de le séparer de *Mantidactylus* et de lui conférer un statut générique.

Aglyptodactylus est un genre monotypique.

Aglyptodactylus madagascariensis (A. Duméril, 1853)

(fig. 4 à 9 et 12)

Limnodytes madagascariensis A. Duméril, 1853, Ann. Sci. nat. Paris, sér 3, 19, p. 155 (Madagascar. Holotype M. H. N. P. 4574).

Rana inguinalis A. Günther, 1877, Ann. Mag. Nat. Hist., sér. 5, 19, p. 316 (Anzhamaru. Holotype B. M.).

Mantidactylus purpureus E. Ahl, 1929, Mitt. Zool. Mus. Berlin, 14, p. 476 (Nord ouest Madagascar. Syntypes Z. M. U. 30505).

Espèce d'assez grande taille (72 mm), d'aspect svelte, à longues pattes postérieures. Tête un peu plus longue que large, à museau obtus, canthus net, région loréale haute, concave. Narines un peu plus rapprochées de l'extrémité du museau que de l'oeil. Espace oeil-narine plus étroit que l'espace internarinal, égal à l'espace interorbital et à la moitié du diamètre oculaire.

Dents vomériennes présentes. Langue sans papille médiane.

Doigts et orteils longs et grêles, à petites dilatations terminales oblongues, dépourvues de sillon circulaire complet sur leur face inférieure. Palmure étendue aux orteils, moyennement échancrée. Tubercule métatarsien interne petit, pas de tubercule externe. Articulation tibio-tarsienne dépassant le museau.

Téguments lisses, sauf sur l'abdomen et les flancs. Chez le mâle il existe un sac vocal interne ouvert en fente sur le plancher buccal et, en période de reproduction, une pelote nuptiale à la base du pouce.

Gris lavé de rose ou de violacé sur le dos, parfois un fin trait vertébral clair, des marques plus claires ou plus sombres, plus ou moins distinctes, en particulier un triangle ou un chevron à sommet postérieur entre les yeux. Une bande brune, foncée, issue de l'extrémité du museau longe le canthus, s'élargit en avant et en arrière de l'oeil et se termine en une large tache temporale. Dans la région inguinale une tache sombre plus ou moins nettement cerclée de clair. Sur les flancs la coloration dorsale devient plus pâle, passant progressivement à la teinte blanc jaunâtre de la face inférieure.

Pattes postérieures nettement barrées transversalement de sombre. Face postérieure des cuisses tachetée de clair sur fond brun violacé. Région périanale rembrunie, limitée par un trait clair. Bord externe du tibia avec une bordure brune. Face inférieure du tarse et sole plantaire brune à l'exception de la palmure.

Colonne vertébrale diplasiocoele, à vertèbres plus larges que longues, à diapophyses allongées. Vertèbre sacrée à diapophyse robuste, oblique vers l'arrière, celles de V8 et V7 perpendiculaires au rachis, les autres inclinées vers l'arrière sauf V2. Des apophyses épineuses courtes, peu développées, surtout distinctes sur V3 et V4.

Nasaux étroits, obliques vers l'arrière, largement séparés l'un de l'autre. Fronto-pariétaux à bords rectilignes, assez courts, n'atteignant pas le niveau des palatins. Sphénethmoïde grand. Vomer bien développé, à forte apophyse odontophore. Parasphénoïde étroit et allongé.

Carpe à 6 os (3ème carpien soudé au 4e et 5e); tarse à 2 os (2ème tarsien soudé au 3e et 4e).

A. madagascariensis est une espèce très commune que l'on rencontre dans toutes les régions forestières de l'île.

Genre ***Mantidactylus*** Boulenger, 1895

Mantidactylus Boulenger, 1895, Ann. Mag. Nat. Hist., sér. 6, 15, p. 150.

Hylobatrachus Laurent, 1943, Bull. Mus. Roy. Hist. nat. Belgique, 19, n° 50, p. 1—8, figs.

Le genre a été créé pour un groupe d'espèces propres à Madagascar et auparavant incorporé aux genres *Rana* ou *Limnodytes*, mais dont elles diffèrent en raison de la présence d'un os intercalaire (phalange surnuméraire) entre la dernière et l'avantdernière phalange des doigts et des orteils. En 1909 Mocquard ajoute à ce caractère l'existence «chez la plupart des espèces, sur la face postérieure des cuisses, d'une glande circulaire ou elliptique, allongée dans le sens du membre».

En 1943 Laurent subdivise le genre et distingue les sous-genres suivants:

Mantidactylus (s. st.): diplasiocoelie, 2ème tarsien libre ...

Aglyptodactylus: diplasiocoelie, 2ème tarsien soudé aux 3e et 4e ...

Hylobatrachus: procoelie, 2ème tarsien libre ...

Aglyptodactylus, comme nous venons de le voir, doit être considéré comme un genre distinct. Par contre *Hylobatrachus* paraît douteux. En effet l'examen de plusieurs individus de *Mantidactylus cowani*, espèce type du sous-genre, ne m'a pas permis de reconnaître les caractères invoqués par Laurent, en particulier la procoelie dont, par ailleurs l'importance n'est plus aussi grande que celle qui lui avait été accordé jusqu'alors. Au surplus il importe de noter que *M. guttulatus*, espèce type du genre *Mantidactylus*, est une forme procoele.

En fait le genre *Mantidactylus* offre une grande variabilité, on peut y trouver:

- des formes procoeles (*M. guttulatus* par ex.);
des formes diplasiocoeles;
- tous les types de palmure des orteils entre une absence totale et une palmure complète;
- des espèces pourvues, chez les mâles, de sacs vocaux externes (*M. asper*, *M. pliciferus*, *M. luteus*, ...), ou internes et non visibles extérieurement.
- des espèces à glandes fémorales absentes ou présentes, de forme arrondies ou oblongues.
- des espèces à dents vomériennes présentes ou absentes.

Il est possible que cette variabilité soit l'indice d'une hétérogénéité génétique et que l'on soit amené à subdiviser le genre. Toutefois il importe de noter que ces divers caractères ne présentent aucune corrélation les uns avec les autres.

Diagnose du genre *Mantidactylus*:

Colonne vertébrale procoele ou diplasiocoele (fig. 10 et 34), vertèbres plus larges que longues, à centrum étroit. Diapophyses grêles, plus longues que la largeur vertébrale, plus ou moins inclinées vers l'arrière à partir de V3, celles de la vertèbre sacrée plus robuste, non élargie. Arc neural pourvu, au moins sur les vertèbres antérieures, d'une apophyse épineuse plus ou moins développée, inclinée vers l'arrière.

Nasaux en lame plus ou moins large, parfois étroitement contigus, présentant un processus postéro-externe bien développé (fig. 20 et 54). Fronto-pariétaux larges, à bords rectilignes, étroitement contigus sur la ligne médiane. Prémamaxillaires étroits, vomer en large lame pourvue d'une apophyse odontophore, parfois absente, atteignant le palatin. Palatins bien développés, séparés sur la ligne médiane. Parasphénoïde assez étroit, rétréci en avant. Squamosal à processus zygomatique plus court et étroit que le processus postérieur. Style osseux de l'omosternum bifurqué à sa base, la branche médiane plus longue que les latérales, style osseux du sternum court, pratiquement ni bifurqué ni échancré. Hyoïde en lame mince, courte et large, sinus hyoglossal profond, processus alaire développé, processus postéro-latéral réduit ou absent (fig. 22). Hyale à processus antérieur en baguette dirigée vers l'avant.

Une phalange surnuméraire aux doigts et aux orteils. Carpe à 6 os (3e carpien libre), tarse à 3 os (2e tarsien libre).

Pupille horizontale. Dents vomériennes présentes ou absentes. Langue pourvue parfois d'une papille médiane. Doigts et orteils à dilatations terminales plus ou moins développées, portant un sillon circulaire complet sur leur face inférieure.

Doigts toujours libres, orteils plus ou moins largement palmés. Métatarsiens externes séparés sur toute leur longueur par la palmure.

Chez les mâles il existe en général des formations glandulaires plus ou moins développées, de forme variable, sur la face interne des cuisses, ces formations sont réduites ou absentes chez les femelles. Chez certains mâles le tympan est considérablement plus large que chez les femelles.

Clé des espèces

- 1—(10) Orteils entièrement palmés, la palmure non échancrée atteint la base de la dilatation terminale de chaque côté à tous les orteils (fig. 13).
- 2—(5) Dilatations terminales des doigts étroites (fig. 14).
- 3—(4) Dilatations des orteils étroites, aussi larges que celles des doigts. Narines plus proches de l'extrémité du museau que de l'oeil. Dents vomériennes présentes. Grande taille *M. guttulatus* (Blgr.) p. 18
- 4—(3) Dilatations des orteils larges, nettement plus larges que celles des doigts. Narines à égale distance de l'oeil et de l'extrémité du museau. Pas de dents vomériennes *M. pauliani* Guibé p. 19
- 5—(2) Dilatations des doigts très larges, au moins double de la phalange terminale (fig. 17).
- 6—(7) Tympan très petit, indistinct *M. microtympanum* Angel p. 20
- 7—(6) Tympan distinct, au moins égal au diamètre oculaire.
- 8—(9) Langue sans papille médiane. Tête aplatie, à museau anguleux, proéminent *M. majori* (Blgr.) p. 20
- 9—(8) Langue pourvue d'une papille médiane. Tête non aplatie, à museau court, obtus, non proéminent *M. lugubris* (A. Dum.) p. 21
- 10—(1) Orteils à palmure plus réduite, n'atteignant pas la dilatation de chaque côté à tous les orteils.
- 11—(38) Dilatations terminales des doigts larges, au moins double de la largeur de la phalange terminale (fig. 26).
- 12—(19) Tubercule métatarsien externe présent.
- 13—(16) Téguments dorsaux lisses, au plus finement chagrinés-granuleux.
- 14—(15) Palmure réduite, dépassant à peine les tubercules sous-articulaires proximaux (fig. 26). Petite espèce à museau anguleux *M. wittei* Guibé p. 22
- 15—(14) Palmure plus étendue, dépassant nettement les tubercules sous-articulaires proximaux, au moins aux orteils 3, 4 et 5 (fig. 27)
..... *M. depressiceps* (Blgr.) p. 23
- 16—(13) Téguments fortement granuleux-rugueux, avec sur la tête, le dos et les membres des replis, des verrucosités ou des tubercules saillants. Mâle avec des sacs vocaux externes.
- 17—(18) Palmure réduite, dépassant à peine les tubercules sous-articulaires proximaux (fig. 30). Face ventrale irrégulièrement tachée de noirâtre
..... *M. pseudoasper* Guibé p. 24
- 18—(17) Palmure dépassant nettement les tubercules sous-articulaires proximaux (fig. 31). Face ventrale blanche, largement bordée de noir sur les côtés.
..... *M. asper* (Blgr.) p. 25

- 19—(12) Tubercule métatarsien externe absent.
- 20—(21) Langue pourvue d'une papille médiane. Palmure étendue, atteignant la base de la dilatation, au moins à l'orteil 5 (fig. 35)
..... *M. femoralis* (Blgr.) p. 26
- 21—(20) Langue dépourvue de papille médiane.
- 22—(25) Sur le dos 2 replis saillants, courbés, issus de la paupière, étendus sur la région scapulaire, 2 autres, moins nets, prolongent les précédents extérieurement jusqu'à la région dorsale postérieure. Mâle avec des sacs vocaux externes.
- 23—(24) Palmure étendue, atteignant la dilatation aux orteils 2, 3 et 5 (fig. 36). Un éperon cutané au talon. Grande taille
..... *M. luteus* Methuen & Hewitt p. 27
- 24—(23) Palmure n'atteignant la dilatation à aucun orteil (fig. 37). Au plus un tubercule mousse au talon. Taille moyenne (40 mm)
..... *M. pliciferus* (Blgr.) p. 28
- 25—(22) Pas de replis saillants sur le dos.
- 26—(29) Palmure étendue atteignant la dilatation au moins du côté externe des orteils 2, 3 et 5 (fig. 38).
- 27—(28) Palmure presque entière, à peine une phalange libre à l'orteil 4 (fig. 38) Téguments dorsaux lisses. Grande taille (55—60 mm)
..... *M. flavicrus* (Blgr.) p. 29
- 28—(27) Palmure laissant libre 2 phalanges à l'orteil 4 (fig. 45). Téguments finement granuleux, les granules parfois alignés en fines séries sur le dos et les membres postérieurs. Taille moyenne (40—45 mm)
..... *M. granulatus* (O. Boettger) p. 29
- 29—(26) Palmure n'atteignant la dilatation terminale à aucun orteil.
- 30—(33) Téguments lisses.
- 31—(32) De grosses taches dorsales sombres bordées de blanc. Gorge et poitrine nuagées de sombre (fig. 42) *M. elegans* (Guibé) p. 30
- 32—(31) Coloration différente. Lèvres supérieures blanches, flancs sombres avec des macules blanches, gorge et poitrine blanc argent
..... *M. argenteus* Methuen p. 31
- 33—(30) Téguments avec des replis ou des séries de granules alignés sur le dos et les membres.
- 34—(37) Deux fins replis dorso-latéraux étendus de l'oeil à la région inguinale.
- 35—(36) Palmure dépassant nettement les tubercules sous-articulaires proximaux (fig. 46). Coloration dorsale claire nettement séparée par les replis dorso-latéraux de celle des flancs qui est sombre
..... *M. albofrenatus* (F. Müller) p. 31
- 36—(35) Palmure très réduite, ne dépassant pas les tubercules sous-articulaires proximaux (fig. 51). Coloration différente *M. brevipalmatus* E. Ahl p. 33
- 37—(34) Téguments chagrinés avec de petits tubercules: 2 entre les yeux, d'autres sur les paupières, d'autres en ligne sur le dos, les cuisses et les tibias. Tubercule métatarsien interne grand et saillant. Mâle avec des sacs vocaux externes *M. redimitus* (Blgr.) p. 33
- 38—(11) Dilatations terminales des doigts étroites, à peine plus larges ou plus étroites que la phalange terminale.
- 39—(48) Tubercule métatarsien externe présent.

- 40—(45) Langue pourvue d'une papille médiane.
- 41—(42) Palmure réduite, dépassant à peine les tubercules sous-articulaires proximaux, laissant 3 phalanges libres du côté externe de l'orteil 4. Glandes fémorales du mâle simples *M. tricinctus* (Guibé) p. 34
- 42—(41) Palmure dépassant nettement les tubercules sous-articulaires proximaux, moins de 3 phalanges libres du côté externe de l'orteil 4 (fig. 56 et 57).
- 43—(44) Téguments dorsaux lisses. Glandes fémorales du mâle paires. Petite taille *M. biporus* (Blgr.) p. 35
- 44—(43) Téguments dorsaux avec des verrues allongées, éparses ou des replis glandulaires plus ou moins fragmentés. Glandes fémorales simples. Taille moyenne *M. ulcerosus* (O. Boettger) p. 36
- 45—(40) Langue dépourvue de papille médiane.
- 46—(47) Palmure étendue, atteignant la dilatation terminale à l'orteil 5 et du côté externe des orteils 2 et 3. Tubercule métatarsien externe très réduit. Tête aussi longue que large à museau obtus. Téguments chagrinés, devenant granuleux sur la région dorsale postérieure et les flancs *M. inaudax* Peracca p. 37
- 47—(46) Palmure réduite, n'atteignant la dilatation terminale à aucun orteil (fig. 60). Tubercule métatarsien externe net. Tête nettement plus longue que large, à museau anguleux. Téguments lisses *M. grandisonae* Guibé p. 38
- 48—(49) Tubercule métatarsien externe absent.
- 49—(60) Palmure étendue, dépassant nettement les tubercules sous-articulaires proximaux.
- 50—(55) Téguments lisses en dessus et en dessous, parfois quelques verrucosités éparses sur les flancs.
- 51—(52) Palmure n'atteignant la dilatation terminale à aucun orteil (fig. 61) *M. alutus* Peracca p. 38
- 52—(51) Palmure atteignant la dilatation aux orteils 1 et 5 et du côté externe des orteils 2 et 3 (fig. 73).
- 53—(54) Dents vomériennes absentes. Doigts à tubercules sous-articulaires transversaux, souvent doubles. Petite taille *M. madecassus* (Guibé) p. 39
- 54—(53) Dents vomériennes présentes. Doigts à tubercules sous-articulaires globuleux. Taille moyenne *M. bourgati* Guibé p. 40
- 55—(50) Téguments avec des verrucosités plates, allongées ou de courts replis glandulaires irréguliers.
- 56—(57) Palmure atteignant la dilatation terminale au plus à l'orteil 5 (fig. 75). Téguments avec de courts replis glandulaires et un repli dorso-latéral plus ou moins net. En général une tache blanche à l'extrémité du museau *M. betsileanus* (Blgr.) p. 41
- 57—(56) Palmure presque entière, atteignant la dilatation terminale sauf à l'orteil 4 (fig. 80).
- 58—(59) Grande taille (65—70 mm). Tubercule métatarsien interne réduit. Pied plus court que le tibia *M. ambohimitombi* (Blgr.) p. 42
- 59—(58) Taille moyenne (45—50 mm). Tubercule métatarsien interne oval, saillant. Pied plus long que le tibia *M. curtus* (Blgr.) p. 42
- 60—(49) Palmure réduite; ne dépassant pas les tubercules sous-articulaires proximaux.

- 61—(62) Téguments fortement granuleux. Articulation tibio-tarsienne atteignant l'oeil *M. glandulosus* Methuen & Hewitt p. 43
- 62—(61) Deux replis glandulaires dorsaux issus de l'oeil convergent vers l'extrémité postérieure du corps. Articulation tibio-tarsienne atteignant la narine *M. aerumnalis* Paracca p. 44

***Mantidactylus guttulatus* (Boulenger, 1881)**

(fig. 10, 11, 13)

Rana guttulata Boulenger, 1881, Ann. Mag. Nat. Hist., sér. 5, 7, p. 361 et 1882, Cat. Batr. Sal. Brit. Mus., éd. 2, p. 21, pl. 2 (Sud est Betsileo. Syntypes B.M. 80.7.15.10—12 et 81.3.29.15—16).

Mantidactylus grandidieri Mocquard, 1895, Bull. Soc. philom. Paris, sér. 8, 7, p. 107 (Est de Madagascar. Syntypes M. H. N. P. 1883—580 et 1895—255).

Rana pigra Mocquard, 1900, ibid., sér. 9, 2, p. 109 (Forêt Ikongo. Holotype M. H. N. P. 1899—410).

Espèce de grande taille (124 mm), d'aspect général massif. Tête aussi ou à peine plus longue que large, à museau subanguleux, tronqué de profil, plus long que le diamètre transversal de l'oeil. Canthus net, région loréale haute, verticale, concave. Narines plus proches de l'extrémité du museau que de l'oeil. Espace oeil-narine au plus égal à l'espace interorbitaire ou internarinal. Tympan petit, peu distinct, plus ou moins caché sous le repli tympanique.

Doigts à dilatations terminales étroites, à peine plus larges que la phalange qui la porte. Orteils à dilatations plus larges que celles des doigts. Palmure entière, peu échancrée, atteignant la dilatation des deux côtés à tous les orteils. Un gros tubercule métatarsien interne oblong. Articulation tibio-tarsienne ne dépassant pas l'oeil.

Longueur du corps comprenant au plus 2 fois celle du tibia, inférieure ou supérieure à celle du tibia + fémur.

Téguments granuleux sur le dos, les flancs, les pattes et l'abdomen. Une glande fémorale saillante, cratériforme chez les mâles, plate et petite chez les femelles.

Coloration sans caractéristiques: brunâtre ou grisâtre avec de petites taches claires plus nettes sur la face postérieure des cuisses. Dessous blanc sale, rembruni sur la gorge, marbré de sombre sur la face interne des tibias et des tarses.

Colonne vertébrale procoele. Vertèbres plus larges que longues, à diapophyses allongées, celles de la vertèbre sacrée robustes, obliques vers l'arrière, celles de V7 perpendiculaires au rachis, les autres, sauf V2, inclinées vers l'arrière. Apophyses épineuses bien développées, diminuant de taille d'avant en arrière. Omosternum bifurqué, la branche médiane plus longue que les latérales. Sternum court.

Nasaux grands, aussi larges que longs, à apophyse postéro-externe longue. Fronto-pariétaux étroits, à côtés rectilignes, séparés l'un de l'autre. Vomer grand, profondément échancré par la choane, longue apophyse odontophore. Palatins étroits, droits. Parasphénoïde étroit et allongé. Carpe à 6 os; tarse à 3 os.

M. guttulatus est une forme du domaine de l'Est.

La comparaison *M. piger* — *M. guttulatus* ne permet pas de mettre en évidence des caractères différentiels susceptibles de séparer ces deux espèces. Il en est de même en ce qui concerne *M. grandidieri*, dont le caractère essentiel consisterait dans la présence de sacs vocaux chez les mâles alors que, selon Boulenger, ceux-ci feraient défaut chez *guttulatus*. Or l'examen de l'individu type attribué au sexe mâle a montré qu'en fait il s'agissait d'une femelle. En conséquence *M. grandidieri* doit être considéré comme synonyme de *M. guttulatus*.

***Mantidactylus pauliani* Guibé, 1974**

(fig. 14 et 15)

M. pauliani Guibé, (1973) 1974, Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris sér. 3, n° 171, Zool. 116, p. 1171, fig. 2A. (Nosiarivo et forêt Betay, massif de l'Ankaratra. Holotype et paratypes M. H. N. P. 1972—1508 à 1516).

Espèce de petite taille (♂ 25 mm, ♀ 30 mm) d'aspect massif. Tête courte, à contour plus ou moins arrondi, plus longue que large, museau ogival, arrondi de profil, plus court que le diamètre oculaire, canthus indistinct, région loréale oblique. Narines équidistantes de l'oeil et de l'extrémité du museau. Espace oeil narine plus étroit que l'espace interorbital ou internarinal. Tympan net, égal au $1/2$ diamètre oculaire chez les femelles, au $2/3$ chez les mâles.

Dents vomériennes absentes. Langue sans papille médiane.

Doigts longs et grêles, à dilatations terminales étroites. Orteils à dilatations plus larges que celles des doigts. Palmure étendue, peu échancrée, atteignant la dilatation à tous les orteils. Tubercule métatarsien interne oblong, bien développé; pas de tubercule externe. Articulation tibio-tarsienne atteignant l'oeil.

Longueur du corps comprenant environ 3 fois celle de la tête, plus de 2 fois celle du tibia, un peu plus courte que celle du tibia-fémur.

Téguments irrégulièrement granuleux sur l'ensemble de la face supérieure, le dessous du corps est lisse. Chez le mâle il existe une grosse glande fémorale, arrondie, cratériforme qui est peu distincte chez la femelle.

Teinte générale gris verdâtre, plus ou moins foncée, avec de grosses macules noirâtres, irrégulières, plus ou moins distinctes sur le dos. Dessous du corps blanc sale. Face supérieure des membres postérieurs largement barrée de sombre.

L'espèce n'est connue jusqu'alors que des localités types.

***Mantidactylus microtypanum* Angel, 1935**

(fig. 16 et 17)

M. microtypanum Angel, 1935, Bull. Soc. zool. France, 60, p. 202 (Isaka-Ivondro. Syntypes M. H. N. P. 1935—170 et 171).

Espèce d'assez grande taille (♀ 55 mm, ♀ 80 mm). Tête massive aussi longue que large, à museau obtus, arrondi de profil, un peu plus long que le diamètre transversal de l'oeil. Canthus distinct, région loréale concave. Narines plus proches de l'extrémité du museau que de l'oeil. Espace oeil-narine égal à l'espace interorbital ou internarinal, plus étroit que l'oeil. Tympan indistinct ou très petit, caché sous la peau.

Doigts longs, à larges dilatations terminales, au moins doubles de la phalange qui les porte. Tubercules sous-articulaires saillants. Orteils à dilatations comme celles des doigts. Palmure entière, atteignant la dilatation à tous les orteils, non échancrée. Tubercule métatarsien interne présent, pas de tubercule externe. Articulation tibio-tarsienne atteignant au plus la narine.

Longueur du corps comprenant moins de 2 fois celle du tibia, sensiblement égale à celle du tibia + fémur.

Téguments fortement chagrinés en dessus et en dessous, face postérieure des cuisses granuleuse. Pas de glandes fémorales distinctes.

Uniformément brunâtre en dessus avec sur les pattes postérieures des barres transversales sombres. En dessous blanc sale, nuagé ou marbré de brun sur la gorge et la poitrine.

M. microtypanum est signalé du domaine le l'Est (forêt d'Isaka, région de Fort Dauphin), et a été récemment trouvé dans le massif de l'Andringitra et les chaînes Anosyennes.

***Mantidactylus majori* Boulenger, 1896**

(fig. 18)

M. majori Boulenger, 1896, Ann. Mag. Nat. Hist., sér. 6, 18, p. 420 (Ivohimanita. Syntype B. M. 1947.2.10.26).

Espèce de taille moyenne (47 mm), d'aspect général svelte. Tête nettement plus longue que large, très déprimée, à museau acuminé, pointu de profil,

dépassant largement la fente buccale. Canthus marqué, région loréale verticale, concave. Narines à égale distance de l'oeil et de l'extrémité du museau. Espace oeil-narine sensiblement égal à l'espace interorbital, plus étroit que l'espace internarinal.

Dents vomériennes présentes. Langue sans papille médiane.

Doigts à larges dilatations, orteils à dilatations un peu plus étroites. Palmure entière, peu échancrée, atteignant la dilatation à tous les orteils. Tubercule métatarsien interne présent, pas de tubercule externe. Articulation tibio-tarsienne atteignant au moins l'oeil.

Longueur du corps comprenant moins de 2 fois celle du tibia, égale à celle du tibia + fémur.

Téguments lisses ou finement chagrinés. Une glande fémorale bien développée chez le mâle.

Brun sombre avec des taches claires et sombres peu distinctes. Parfois une fine ligne claire vertébrale. Pattes indistinctement barrées de sombre. Flancs et face ventrale blancs, nuagés de brun sur la gorge.

M. majori est une forme forestière du domaine de l'Est.

***Mantidactylus lugubris* (A. Duméril, 1853)**

(fig. 19 à 24)

Polypedates lugubris A. Duméril, 1853, Ann. Sci. nat., sér. 3, 19, p. 157 (Madagascar. Syntypes M. H. N. P. 4583 et 4583 A, B, C).

Rana cowani Boulenger, 1882, Cat. Batr. Sal. Brit. Mus., éd. 2, p. 463 (Betsileo. Syntypes B. M.).

Espèce de taille moyenne (55 mm), à pattes postérieures courtes et robustes. Tête aussi large que longue, à museau court, anguleux au delà des narines, arrondi de profil, canthus peu accusé; région loréale haute, verticale, concave. Narines sensiblement équidistantes de l'oeil et de l'extrémité du museau. Espace oeil-narine nettement plus étroit que l'espace interorbital ou internarinal.

Dents vomériennes présentes. Langue pourvue d'une papille médiane parfois peu distincte et alors marquée seulement par une petite dépression.

Doigts et orteils à grandes dilatations terminales. Palmure entière, peu échancrée, atteignant la dilatation à tous les orteils. Tubercule métatarsien interne présent, pas de tubercule externe. Articulation tibio-tarsienne atteignant au moins l'oeil.

Téguments lisses avec parfois quelques verrucosités dorsales aplaties. Chez le mâle une glande fémorale saillante, cratériforme.

Brun foncé ou noirâtre avec deux bandes claires, larges, en travers du dos, saupoudrées de points blancs, parfois très atténuées et peu distinctes. Flancs marbrés de jaune et noir. En dessous brunâtre plus ou moins intensément taché ou marbré de sombre. Pattes peu nettement barrées de sombre, face postérieure des cuisses marbrée.

Colonne vertébrale diplasiocoele. Vertèbres plus larges que longues, à diapophyses plus courtes que la largeur vertébrale. Diapophyse sacrée courte, dirigée vers l'arrière. Apophyses épineuses peu développées. Omosternum court, largement bifurqué, sternum court.

Nasaux en lame subcirculaire, largement séparés l'un de l'autre, à longue apophyse postéro-externe. Fronto-pariétaux larges, vomer en lame triangulaire, à longue apophyse odontophore dépassant les palatins vers l'arrière. Parasphénoïde lancéolé, atteignant presque les palatins. Tarse à 2 os.

L'espèce est commune dans le domaine de l'Est ainsi que les massifs montagneux (Andringitra, Marojezy, Montagne d'Ambre).

***Mantidactylus wittei* Guibé, 1974**

(fig. 25 et 26)

M. wittei (1973) 1974, Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris, sér. 3, n° 171, Zool., 116, p. 1169, fig. 1A (Environs d'Ambanja et Ampijora, forêt d'Ankarafantsika. Holotype et paratypes M. H. N. P. 1953—60 et 1953—60 A à L).

Espèce de petite taille (25 à 30 mm), d'aspect svelte, à pattes postérieures grêles. Tête étroite, nettement plus longue que large. Museau acuminé, canthus net, région loréale verticale. Narines beaucoup plus proches de l'extrémité du museau que de l'oeil. Espace oeil-narine sensiblement égal à l'espace internarinal, plus étroit que l'espace interorbital.

Dents vomériennes présentes. Langue sans papille médiane.

Doigts à larges dilatations terminales, celles des orteils plus étroites. Palmure réduite, dépassant peu le tubercule sous-articulaire proximal, sauf à l'orteil 5 où elle se prolonge jusqu'à la base de la dernière phalange. Tubercule métatarsien interne petit, saillant, un tubercule externe presque aussi gros que l'interne. Articulation tibio-tarsienne atteignant l'extrémité du museau.

Longueur du corps comprenant plus de 2 fois celle de la tête, un peu moins de 2 fois celle du tibia, supérieure à celle du tibia + fémur.

Téguments finement chagrinés sur le dos. Abdomen granuleux sur sa moitié postérieure ainsi que la face postérieure des cuisses.

Grisâtre ou brunâtre, plus ou moins intensément lavé de rose sur le dos, avec des taches mal définies et un semi généralisé de très fines punctuations noires. Une tache temporale brune et une bande claire étendue de l'oeil à l'angle buccal. Parfois une ligne ou une bande claire médio-dorsale. Gorge et poitrine ainsi que la moitié antérieure de l'abdomen avec des taches blanches entourées d'un fin pointillé noir. Parfois des taches claires plus ou moins nettes sur la lèvre inférieure. Pattes postérieures plus ou moins nettement barrées de sombre.

Colonne vertébrale diplasiocoèle, à vertèbres larges, à courtes diaphyses. Nasaux grands, séparés l'un de l'autre, à courte apophyse postéro-externe. Vomer assez réduit, à forte apophyse odontophore reposant sur le palatin. Fronto-pariétaux grands, à bords latéraux rectilignes, légèrement divergents vers l'avant, à bord antérieur oblique en dehors et en arrière. Sphénethmoïde court, parasphénoïde long, quadrangulaire, à bords latéraux rectilignes, échancré en avant. Omosternum grêle, très largement bifurqué, les 3 branches sensiblement de même longueur. Sternum court, étroitement bifurqué.

M. wittei n'est connue que des localités types.

***Mantidactylus depressiceps* (Boulenger, 1882)**

(fig. 27 et 28)

Rhacophorus depressiceps Boulenger, 1882, Cat. Batr. Sal. Brit. Mus., éd. 2, p. 467 (Betsileo. Syntypes B. M. 1947. 2. 27. 50—51).

Rhacophorus mocquardii Boulenger, 1896, Ann. Mag. Nat. Hist., sér. 6, 17, p. 402 (Sahembendrana. Holotype B. M.).

Rhacophorus tornieri E. Ahl, 1928, Zool. Anz., 75, p. 316 (Akkoraka, Sahembendrana. Holotype Z. M. U. 30533).

Mantidactylus depressiceps Guibé, (1974) 1975, Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris, sér. 3, n° 266, Zool., 188, p. 1761—1766.

Espèce de taille moyenne (45 à 50 mm), à longues pattes postérieures. Tête aplatie, un peu plus longue que large. Museau obtus; canthus net, région loréale haute, verticale, concave. Narines plus proches de l'extrémité du museau que de l'oeil. Espace oeil-narine sensiblement égal à l'espace interorbital ou internarinal. Tympan petit.

Dents vomériennes présentes. Langue sans papille médiane.

Doigts à larges dilatations terminales, celles des orteils un peu plus étroites. Palmure moyenne, n'atteignant la dilatation à aucun orteil, laissant au moins 2 phalanges libres à l'orteil 5. Tubercule métatarsien interne et externe présents. Articulation tibio-tarsienne atteignant le museau.

Longueur du corps comprenant 2 fois $1\frac{1}{2}$ celle de la tête, moins de 2 fois celle du tibia, égale à celle du tibia + fémur.

Téguments lisses, abdomen granuleux. Une formation glandulaire plus ou moins nette sur les cuisses chez le mâle.

Olivâtre sur le dos, éclairci au dessus de la tête, rembruni sur les régions temporale et loréale. Lèvre supérieure teintée de blanc. Flancs marbrés de noir et de brun. Pattes postérieures barrées de sombre. Dessous du corps blanchâtre, plus ou moins tacheté ou saupoudré de sombre chez le mâle.

Colonne vertébrale diplasiocoele. Omosternum court et largement bifurqué, les 3 branches sensiblement de même longueur. Sternum court, non échancré à la base.

L'espèce est connue du domaine de l'Est.

J'ai montré précédemment les raisons qui m'ont conduit à incorporer *Rhacophorus depressiceps* Blgr. dans le genre *Mantidactylus*. Il en est de même pour *R. mocquardti* Blgr. et *R. tornieri* E. Ahl dont l'examen des types m'a permis de constater l'identité avec *R. depressiceps*.

***Mantidactylus pseudoasper* Guibé, 1974**

(fig. 29, 30 et 32)

M. pseudoasper Guibé, (1973) 1974, Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris, sér. 3, n° 171, Zool. 116, p. 1173, fig. 2B (Massif du Marojezy. Holotype et paratypes M. H. N. P. 1973—752 et 1973—753 à 755).

Espèce de taille assez moyenne (35 mm). Tête grosse, à peine plus longue que large. Museau acuminé, plus long que le diamètre transversal de l'oeil, canthus net, incurvé, région loréale haute, verticale concave. Narines plus proches de l'extrémité du museau que de l'oeil. Espace oeil-narine égal à l'espace interorbital ou internarinal. Tympan grand et net.

Dents vomériennes présentes. Langue sans papille médiane.

Doigts longs et grêles, les 1er et 2ème égaux, le 3ème sensiblement aussi long que le museau. Dilatations terminales larges, élargies transversalement. Tubercules sous-articulaires saillants, de gros tubercules carpiens, prépollex en tubercule à la base du pouce. Orteils longs et grêles, à dilatations plus étroites que celles des doigts. Palmure réduite, dépassant à peine les tubercules sous-articulaires basaux aux orteils 3 et 5. Tubercules métatarsiens interne et externe présents. Articulation tibio-tarsienne atteignant au moins l'oeil, mais sans dépasser le museau.

Longueur du corps comprenant 2 fois $1\frac{1}{2}$ celle de la tête, 1 fois $\frac{2}{3}$ celle du tibia, sensiblement égale à celle du tibia + fémur.

Téguments finement granuleux sur le dos et les membres, parsemés de verrucosités saillantes, arrondies, anguleuses ou plus ou moins allongées. Abdomen granuleux. Chez le mâle un fort empâtement glandulaire fémoral oblong et des sacs vocaux externes noirâtres ouverts de chaque côté de la mandibule.

Noirâtre sur le dos, légèrement nuagé de clair. Pattes barrées de sombre jusqu'aux orteils. En dessous le pourtour de la mandibule est taché de noir et de blanc, la gorge et la poitrine sont noirâtres avec une zone médiane claire. La partie antérieure de l'abdomen et la face postérieure des cuisses sont nuagées de noir et blanc comme les flancs.

L'espèce est signalée du massif du Marojezy, en forêt de basse altitude (300 m). Par son aspect et sa coloration elle rappelle *M. asper* (Blgr.), elle en diffère cependant par sa palmure beaucoup plus réduite et la longueur de sa patte postérieure dont l'articulation tibio-tarsienne ne dépasse pas l'extrémité du museau.

***Mantidactylus asper* (Boulenger, 1882)**

(fig. 31 et 33)

Rana aspera Boulenger, 1882, Cat. Batr. Sal. Brit. Mus., éd 2, p. 465 (Est Betsileo. Syntypes B. M. 82.3.16.80—82).

Mantidactylus ceratophrys E. Ahl, 1929, Mitt. Zool. Mus. Berlin, 14 p. 475 (Betsileo. Type perdu).

Espèce de taille assez moyenne (35 mm). Tête un peu plus longue que large. Museau acuminé, tronqué de profil, région loréale haute, verticale concave, canthus net. Narines plus proches de l'extrémité du museau que de l'oeil. Espace oeil-narine égal à l'espace internarinal ou interorbital. Tympan net.

Dents vomériennes présentes. Langue sans papille médiane.

Doigts longs et grêles, à larges dilatations terminales. Des tubercules sur le carpe et le métacarpe. Orteils longs et grêles à dilatations plus étroites que celles des doigts. Palmure moyenne, échancrée. Tubercules métatarsiens interne et externe présents. Articulation tibio-tarsienne dépassant le museau.

Téguments grossièrement rugueux sur le dos avec de courts plis glandulaires et des tubercules saillants, en particulier sur la tête, entre les yeux et sur le dos. Paupières supérieures avec des granules spiniformes. Région périnéale et abdomen fortement granuleux. De fins replis sur les membres. Un appendice cutané au talon. Un empâtement glandulaire fémoral oblong chez le mâle et des sacs vocaux externes ouverts de chaque côté de la mandibule.

Brun noirâtre sur le dos avec parfois une fine ligne vertébrale claire. Dessous du corps blanchâtre chez les femelles, avec le pourtour de la man-

dibule taché de noir. Une teinte noire s'étend des flancs sur la poitrine et la région abdominale antéro-latérale. Chez les mâles la gorge est entièrement noirâtre à l'exception d'une étroite bande médiane.

Colonne vertébrale diplasiocoele.

M. asper est connue du domaine de l'Est et des massifs du Marojezy. de l'Andringitra et du Tsaratanana.

***Mantidactylus femoralis* (Boulenger, 1882)**

(fig. 34 et 35)

Rana femoralis Boulenger, 1882, Cat. Batr. Sal. Brit. Mus., éd. 2, p. 463 (Est Betsileo. Syntypes B. M. 1947.2.22.65—68).

Mantidactylus ambreensis Mocquard, 1895, Bull. Soc. philom. Paris, sér. 8. 7, p. 127 (Mt d'Ambre. Holotype M. H. N. P. 1893—241).

Mantidactylus mocquardi Angel, 1929, Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris, sér 2, 1, p. 359 (Région de Rogez. Holotype M. H. N. P. 1929—207).

Mantidactylus catalai Angel, 1935, Bull. Soc. zool. France, 60, p. 203 (Isaka-Ivondro. Holotype M. H. N. P. 1935—153).

Espèce de grande taille (65 mm). Tête nettement plus longue que large. Museau anguleux, verticalement tronqué de profil, canthus net, région loréale haute, verticale, concave. Narines plus rapprochées de l'extrémité du museau que de l'oeil. Espace oeil-narine plus étroit que l'espace inter-narinal, égal ou presque à l'espace interorbital, plus étroit que le tympan chez le mâle.

Dents vomériennes présentes. Langue avec une papille médiane.

Doigts et orteils longs, à dilatations terminales moyennes. Palmure étendue. Tubercule métatarsien interne petit, pas de tubercule externe. Articulation tibio-tarsienne atteignant le museau.

Longueur du corps comprenant moins de 2 fois celle du tibia, au plus égale à celle du tibia + fémur.

Téguments lisses en dessus, granuleux sur l'abdomen. Parfois quelques verrucosités éparses sur le dos et les flancs. Une glande fémorale craté-riforme chez le mâle, peu nette chez la femelle.

Gris brun en dessus avec une barre transversale foncée entre les yeux. Régions loréale et temporale rembrunies. Lèvre supérieure marbrée de blanc. Gorge et poitrine avec des taches brunes, une tache pectorale allongée, une autre à la racine du bras. Chez le mâle la gorge et la poitrine peuvent être uniformément brune. Abdomen taché de brun. Face postérieure des cuisses tachée de clair. Pattes postérieures barrées de sombre.

Espèce commune dans les forêts du domaine de l'Est.

***Mantidactylus luteus* Methuen et Hewitt, 1913**

(fig. 36)

M. luteus Methuen et Hewitt, 1913, Ann. Transv. Mus., 4, p. 51 (Folohy, est Madagascar. Holotype T. M. 10077).

Espèce de taille assez grande (45—50 mm), d'aspect svelte, à longues pattes postérieures. Tête nettement plus longue que large. Museau anguleux à l'extrémité, obtus de profil, canthus incurvé, région loréale haute, concave. Narines nettement plus proches de l'extrémité du museau que de l'oeil. Espace oeil-narine sensiblement égal à l'espace interorbital ou internarinal.

Dents vomériennes présentes. Langue sans papille médiane.

Doigts longs, à larges dilatations terminales, orteils à dilatations plus étroites. Palmure étendue. Tubercule métatarsien interne présent, pas de tubercule externe. Articulation tibio-tarsienne dépassant l'extrémité du museau.

Téguments chagrinés avec de courtes verrucosités glandulaires entre les yeux. Deux replis incurvés de la paupière à la région scapulaire, parfois se prolongeant sur le dos. Deux replis latéraux étendus jusqu'à la région postérieure, entre ces replis des verrucosités arrondies éparses envahissant les flancs. Paupières fortement granuleuses. Tous les replis et les verrucosités peuvent être parfois très faiblement développés. Gorge et poitrine lisses, abdomen granuleux en arrière et sur les côtés. De fins cordons saillants sur les tibias. Un tubercule ou un éperon cutané au talon. Chez le mâle une formation oblongue glandulaire sur la cuisse, un gros tubercule saillant sur le bras et des sacs vocaux externes formant un repli noirâtre de chaque côté de la mandibule.

Coloration variable. Brun clair en dessus, les replis et verrucosités soulignés de noir. Une barre transversale sombre entre les yeux, parfois absente. Côtés de la tête rembrunis, avec une marque blanche plus ou moins étendue du canthus à la lèvre, en avant de l'oeil. Région sous-oculaire et tympanique parfois noirâtre.

Dessous du corps blanc-jaunâtre avec parfois quelques taches sombres sur la poitrine. Membres antérieurs barrés transversalement de sombre en dessus, avant-bras avec une bande foncée de long de sa face inférieure. Membres postérieurs barrés transversalement de sombre. Région périanale et face postérieure des cuisses rembrunies. Tarse et sole plantaire noirâtre.

Chez certains individus il existe le long des replis dorsaux des bandes grises qui leur donnent un aspect rayé. Chez d'autres la zone comprise

entre les replis scapulaires est fortement rembrunie, tranchant avec les régions latéro-dorsales plus pâles, parfois c'est l'inverse que l'on observe.

M. luteus est une espèce forestière du domaine de l'Est.

***Mantidactylus pliciferus* (Boulenger, 1882)**

(fig. 37 et 39)

Rana plicifera Boulenger, 1882, Cat. Batr. Sal. Brit. Mus., éd. 2, p. 464 (Est Betsileo. Syntypes B. M. 82.3.16.56—57—58).

Espèce de taille moyenne (40—45 mm), à longues pattes postérieures.

Tête nettement plus longue que large, à museau acuminé, canthus net, région loréale haute, verticale. Narines plus proches de l'extrémité du museau que de l'oeil. Espace oeil-narine égal à l'espace interorbital ou internarinal.

Dents vomériennes présentes. Langue sans papille médiane.

Doigts et orteils longs et grêles, à larges dilatations terminales. Palmure étendue, échancrée, atteignant la dilatation à l'orteil 5 seulement. Tubercule métatarsien interne net, saillant, pas de tubercule externe. Articulation tibio-tarsienne dépassant l'extrémité du museau.

Longueur du corps comprenant 2 fois $\frac{1}{2}$ à $\frac{2}{3}$ celle de la tête, 1 fois $\frac{2}{3}$ celle du tibia, nettement plus courte que celle du tibia + fémur.

Téguments plus ou moins finement chagrinés ou granuleux sur le dos, avec des verrucosités ou des tubercules allongés sur la tête, le museau et les paupières. Deux plis glandulaires courbés sur la région scapulaire, d'autres, plus courts, irréguliers sur le dos. Parfois des tubercules spiniformes sur le bord des paupières. Gorge et poitrine lisses, abdomen granuleux. Un éperon cutané au talon, souvent peu net et remplacé par un petit tubercule blanc. Le mâle possède des sacs vocaux formant deux replis noirâtres sur le côté de la mandibule. La glande fémorale n'est pas individualisée, mais il existe une formation glandulaire sur le bras.

Coloration très variable. Teinte générale brune avec des barres sombres entre les yeux, les replis glandulaires dorsaux sont plus ou moins largement soulignés de noir, parfois il existe une ligne vertébrale claire. Dessous jaunâtre avec la gorge rembrunie et tachée de blanc. Pattes nettement barrées transversalement de sombre.

Colonne vertébrale diplasiocoele. Omosternum largement bifurqué.

M. pliciferus est commun dans les massifs montagneux.

***Mantidactylus flavicrus* (Boulenger, 1889)**

(fig. 38)

Rana flavicrus Boulenger, 1889, Ann. Mag. Nat. Hist., sér. 6, 4, p. 245 (Madagascar. Holotype B. M. 1947.2.26.53).

Espèce de grande taille (60 mm) à longues pattes postérieures. Tête nettement plus longue que large. Museau anguleux, plus ou moins acuminé de profil, canthus net, région loréale haute, verticale, concave. Narines plus proches de l'extrémité du museau que de l'oeil. Espace oeil-narine sensiblement égal à l'espace internarinal, plus étroit que l'espace interorbital.

Dents vomériennes présentes. Langue sans papille médiane.

Doigts longs et grêles, à larges dilatations. Orteils à dilatations un peu plus étroites. Palmure étendue, atteignant la dilatation sauf à l'orteil 4 et du côté interne des orteils 2 et 3. Tubercule métatarsien interne présent, pas de tubercule externe. Articulation tibio-tarsienne dépassant l'extrémité du museau.

Longueur du corps comprenant moins de 2 fois celle de la tête et celle du tibia, inférieure à celle du tibia + fémur.

Téguments lisses en dessus, granuleux sur l'abdomen. Parfois quelques verrucosités sur les flancs. Glandes fémorales présentes chez le mâle.

Olivâtre ou brunâtre avec parfois de petites taches claires éparses et une bande médio-dorsale claire. Lèvre supérieure saupoudrée de noir. Flancs marbrés avec quelques taches claires. Pattes barrées transversalement de sombre. Face postérieure des cuisses tachetées.

L'espèce est connue des domaines de l'Est, du Sambirano et de la montagne d'Ambre.

***Mantidactylus granulatus* (O. Boettger, 1881)**

(fig. 45)

Limnodytes granulatus O. Boettger, 1881, Zool. Anz., 4, p. 361 et 1881, Abh. Senckenb. Ges., 12, p. 499, pl. 14; fig. 12 (Nosy Be. Syntype S. M. F. 6728).

Espèce de taille moyenne (45 mm), d'aspect svelte, à pattes postérieures grêles. Tête aplatie, plus large que longue. Museau subacuminé, verticalement tronqué de profil, canthus nettement marqué, région loréale verticale, concave. Narines plus proches de l'extrémité du museau que de l'oeil. Espace oeil-narine sensiblement égal à l'espace interorbitaire ou internarinal. Tympan distinct.

Dents vomériennes présentes. Langue sans papille médiane.

Doigts et orteils à larges dilatations. Palmure étendue, peu échancrée, atteignant la dilatation du côté externe à tous les orteils sauf au 4. Tubercules métatarsiens interne et externe présents, ce dernier très petit.

Téguments finement et assez régulièrement granuleux sur le dos, les flancs et les membres. Un fin repli dorso-latéral plus ou moins net. De courts et fins replis irréguliers sur le dos. Face inférieure lisse sauf sur la région abdominale postérieure. Face supérieure des membres, en particulier les tibias, avec de fins replis longitudinaux imitant les nervures d'une feuille. Tarse et sole plantaire granuleux. Chez le mâle une glande fémorale en amas.

Coloration très variable, du gris brun au rougeâtre avec des taches noires. Une barre sombre entre les yeux. Sur le dos un dessin en forme de W. Une bande sombre sur les côtés de la tête s'étendant jusqu'au tympan. Lèvre supérieure parfois teintée de blanc. Membres avec de nombreuses barres sombres, étroites. Flancs tachés de noir. Dessous blanchâtre, gorge et poitrine marbrées ou tachetées de sombre.

M. granulatus a été trouvée dans la forêt du domaine de l'Est, dans la montagne d'Ambre, le massif du Tsaratanana. Elle est également signalée de Mayotte (Iles Comores).

***Mantidactylus elegans* (Guibé, 1974)**

(fig. 40 à 42)

Rhacophorus elegans Guibé, (1973) 1974, Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris, sér. 3, n° 145, Zool. 109, p. 1012, fig. 4 à 6 (Massif de l'Andringitra. Holotype et paratypes M. H. N. P. 1953—142 et 1972—233 et 234).

Espèce d'assez grande taille (58 mm ♀), à longues pattes postérieures.

Tête robuste, aussi longue que large. Museau obtus, dépassant à peine la fente buccale, canthus mousse, région loréale verticale, concave. Narines plus proches de l'extrémité du museau que de l'oeil. Espace oeil-narine plus étroit que l'espace internarinal, égal aux $\frac{2}{3}$ du diamètre de l'oeil. Tympan plus large que le diamètre oculaire.

Doigts longs, à dilatations larges, doigt 3 plus long que le museau. Orteils longs, à dilatations plus étroites qu'aux doigts. Palmure étendue et échancrée, laissant libres 2 phalanges de chaque côté de l'orteil 4 et une du côté interne des orteils 2 et 3. Tubercule métatarsien interne petit, pas de tubercule externe. Articulation tibio-tarsienne atteignant au plus la narine.

Longueur du corps comprenant près de 3 fois celle de la tête, moins de 2 fois celle du tibia, sensiblement égale à celle du tibia + fémur.

Téguments entièrement lisses dessus et dessous.

Teinte générale fauve piquetée de brun avec sur le dos de grosses macules brunes, liserées de blanc. Canthus et région tympanique soulignés de brun foncé. Membres antérieurs et postérieurs barrés nettement. Gorge et poitrine nuagées de sombre.

Une formation glandulaire oblongue sur la cuisse chez le mâle qui, en période de reproduction, a le corps tapissé de petits granules épineux.

L'espèce est connue des massifs de l'Andringitra et du Tsaratanana.

***Mantidactylus argenteus* Methuen, 1919**

(fig. 43 et 44)

M. argenteus Methuen, 1919, Proc. Zool. Soc. London, p. 353 (Folohy, est de Madagascar. Holotype et paratype T. M. 10078 et 10079).

Espèce de taille réduite (32 mm), d'aspect svelte, à pattes postérieures longues et grêles. Tête aplatie, nettement plus longue que large, museau pointu, obliquement tronqué vers l'arrière de profil, canthus net, région loréale verticale, concave. Narines beaucoup plus rapprochées de l'extrémité du museau que de l'oeil. Espace oeil-narine sensiblement égal à l'espace interorbital ou internarinal.

Dents vomériennes présentes. Langue sans papille médiane.

Doigts à larges dilatations et gros tubercules sous-articulaires. Orteils à dilatations plus étroites. Palmure moyenne, largement échancrée. Tubercule métatarsien interne présent, pas de tubercule externe. Articulation tibio-tarsienne atteignant au moins l'oeil.

Téguments finement chagrinés sur le dos, granuleux sur l'abdomen. Une glande fémorale oblongue chez le mâle. Région périanale fortement granuleuse.

Brun rougeâtre en dessus, tacheté de blanc sale. Pattes de même couleur, avec d'étroites barres transversales claires. Côtés du corps marbrés de blanc argent. Tympan blanc argent. Région loréale, museau et lèvres blanchâtres. Gorge et poitrine blanc argent.

L'espèce a été retrouvée dans le massif de l'Andringitra.

L'holotype (n° 10078 T.M. ♀) bien qu'en grande partie décoloré permet néanmoins de distinguer la teinte blanc argent des lèvres et de la gorge et de reconnaître qu'il n'existe aucun épaississement lombaire ainsi que le signale E. Ahl (1931).

***Mantidactylus albofrenatus* (F. Müller, 1892)**

(fig. 46)

Rana albofrenata F. Müller, 1892, Festschr. Nat. Ges. Basel, p. 197, pl. 3, fig. 1 (Madagascar. Holotype. Musée de Bâle).

Rana opiparis Peracca, 1893, Boll. Mus. Torino, 8; n° 156, p. 9 (Andrangoloaka. Syntypes perdus).

Rhacophorus melanopleura Mocquard, 1901, Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris, 7, p. 254 (Fort Dauphin. Holotype M. H. N. P. 1901—226).

Mantidactylus frenatus O. Boettger, in Voeltzkow, Reise O-Afr. 3, p. 274, pl. 23, fig. 2 (Moramanga. Holotype S. M. F. 6734).

Espèce de taille moyenne, d'aspect svelte, à longues pattes postérieures. Tête aplatie, aussi longue que large, museau acuminé, arrondi de profil, canthus peu marqué, région loréale verticale, concave. Narines plus proches de l'extrémité du museau que de l'oeil. Espace oeil-narine plus étroit que l'espace interorbital ou internarinal. Tympan net, égal au diamètre oculaire chez le mâle, plus étroit chez la femelle.

Dents vomériennes présentes. Langue sans papille médiane.

Doigts et orteils à dilatations moyennes, nettes. Palmure peu étendue, dépassant nettement les tubercules sous-articulaires proximaux, prolongée en frange étroite jusqu'à la base de la dilatation. Tubercules métatarsiens interne et externe présents. Articulation tibio-tarsienne atteignant au moins le museau.

Longueur du corps comprenant moins de 2 fois celle du tibia.

Téguments lisses ou légèrement chagrinés sur le dos, lisses en dessous sauf sur la région postérieure des cuisses qui est vurruqueuse. Un repli dorso-latéral plus ou moins net. Une petite glande fémorale, arrondie, cratériforme chez le mâle.

Entre les replis dorso-latéraux la coloration est brun-clair, lavé de rose, avec un dessin un peu plus sombre, plus ou moins net, en forme de triangle à base antérieure suivi d'un losange dont les angles postérieurs sont prolongés vers l'arrière. Région loréale et flancs violacés, cette teinte nettement délimitée par le repli dorso-latéral. Souvent une bande blanche étendue de la narine à la racine du bras, passant sous l'oeil et le tympan.

Gorge brunâtre, ponctuée de clair, souvent une ligne médiane irrégulière plus pâle. Abdomen jaunâtre marbré de brun, surtout chez le mâle. Pattes postérieures barrées de sombre.

Colonne vertébrale diplasiocoele, à vertèbres plus larges que longues, à diapophysés plus courtes que la largeur vertébrale, à apophyse épineuse en crête basse, peu marquée. Nasaux en large lame quadrangulaire, nettement séparés l'un de l'autre, à longue apophyse postéro-externe. Palatins élargis à leur extrémité interne. Frontopariétaux larges, à bords rectilignes tronqués droit en avant. Parasphénoïde large en avant, à bords rectilignes.

M. alboirenatus est connue de la forêt orientale et certains massifs montagneux, elle a été capturée dans le domaine de l'Ouest (forêt de Mohajeby, région de Morafénobé).

Il ne m'a pas été possible d'examiner les types de *R. opiparis* Peracca qui sont perdus (Prof. Dr. Parenti in litt.), toutefois la description originale ne fait apparaître aucune différence importante permettant de considérer cette espèce comme distincte de *albofrenatus*. Je pense d'autre part que les spécimens de Peracca devaient être des juvéniles comme ceux de Mocquard (*Rh. melanopleura*).

***Mantidactylus brevipalmatus* E. Ahl, 1929**

(fig. 51)

M. brevipalmatus E. Ahl, 1929, Mitt. Zool. Mus. Berlin, 14, p. 473 (N-O de Madagascar. Type perdu).

Espèce de taille moyenne (37 mm). Tête grosse, aussi longue que large, museau pointu, arrondi de profil, aussi long que le diamètre oculaire, canthus droit, net, région loréale presque verticale, concave. Narines plus proches de l'extrémité du museau que de l'oeil. Espace oeil-narine aussi large que l'espace interorbital. Tympan net.

Doigts et orteils à larges dilatations. Palmure rudimentaire, ne dépassant pas les tubercules sous-articulaires proximaux. Tubercule métatarsien interne plat, pas de tubercule externe. Articulation tibio-tarsienne dépassant l'extrémité du museau.

Téguments lisses en dessus, un fin repli glandulaire dorso-latéral. Entièrement lisse en dessous. Glandes fémorales présentes.

Gris brun plus ou moins rembruni au centre, entre les replis dorso-latéraux. Une fine ligne vertébrale claire. Canthus et repli latéral souligné de noir. Flancs tachetés de clair et de sombre. Lèvre supérieure avec un trait blanc. Pattes postérieures indistinctement et irrégulièrement barrées de sombre. Face postérieure des cuisses marbrées. En dessous blanchâtre, gorge et poitrine avec des points foncés.

L'espèce est signalée du nord-ouest de l'île, mais le type de Ahl n'ayant pas été retrouvé, un certain doute plane quand à la validité de l'espèce. Ahl la rapproche d'*albofrenatus*, à tort à mon avis, cette dernière ayant une palmure beaucoup plus étendue. En fait c'est avec *aerumnalis* que l'espèce de Ahl présenterait le plus d'affinité; elle en diffère uniquement par une plus grande largeur des dilatations terminales des doigts.

***Mantidactylus redimitus* (Boulenger, 1889)**

(fig. 47 à 50)

Rana redimita Boulenger, 1889, Ann. Sci. Nat., sér. 6, 4, p. 245 (Madagascar. Holotype B. M. 1947.2.26.55).

Espèce de taille moyenne (47 mm), d'aspect svelte, à longues pattes postérieures. Tête aplatie, plus longue que large, museau acuminé en vue supérieure et de profil, canthus net, droit, région loréale basse, concave. Narines beaucoup plus proches de l'extrémité du museau que de l'oeil. Espace oeil-narine plus large que l'espace interorbital ou internarinal.

Dents vomériennes présentes. Langue sans papille médiane.

Doigts et orteils longs, à larges dilatations. Palmure moyenne, laissant au moins une phalange libre à tous les orteils. Métatarsiens externes étroitement séparés. Tubercule métatarsien interne large, semicirculaire, saillant surtout chez le mâle. Pas de tubercule externe, un tubercule au talon. Articulation tibio-tarsienne atteignant la narine.

Longueur du corps comprenant moins de 2 fois celle du tibia, au plus 1 fois $\frac{1}{2}$ celle de la tête, au plus égale à celle du tibia + fémur.

Téguments finement chagrinés sur le dos, parfois même légèrement granuleux, une paire de granules saillants entre les yeux et d'autres sur les paupières, une ébauche de repli dorso-latéral. Région dorsale postérieure, cuisses et tibias finement granuleux, sur ces derniers les granules sont plus ou moins alignés en séries longitudinales. Quelques granules sous le talon, le tarse et le pied. Abdomen fortement granuleux. Chez le mâle il existe un fort empâtement glandulaire fémoral oblong et des sacs vocaux externes de chaque côte de la mandibule, ouverts sur le plancher buccal par deux orifices circulaires plissés.

Brun avec de petites taches claires, deux traits blancs de l'oeil à la lèvre. Pattes barrées de sombre et saupoudrées de blanc. Gorge brune fortement tachée de sombre, avec une ligne longitudinale noirâtre de chaque côté. Lèvres noires et blanches. Abdomen blanchâtre avec de nombreuses petites taches noires.

M. redimitus est connue de la région orientale et des massifs montagneux de l'Andringitra, du Marojezy et des chaînes Anosyennes.

***Mantidactylus tricinctus* (Guibé, 1947)**

Gephyromantis tricinctus Guibé, 1947, Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris, sér. 2, p. 154 (Befotaka et Vondrozo. Syntypes M. H. N. P. 1931—26 et 27).

Espèce de petite taille (20 à 22 mm), à courtes pattes postérieures. Tête aussi ou un peu plus longue que large, museau subacuminé, tronqué verticalement de profil, aussi long que le diamètre transversal de l'oeil, canthus arrondi, région loréale oblique, concave. Narines plus proches de l'extrémité du museau que de l'oeil. Espace oeil-narine plus étroit que l'espace interorbital ou internarinal. Tympan net, très distinctement plus large chez le mâle que chez la femelle.

Dents vomériennes présentes. Langue avec une papille médiane.

Doigts à petites dilatations et à gros tubercules sous-articulaires. Orteils grêles, à dilatations au plus égales à celles des doigts. Palmure réduite, échancrée. Tubercules métatarsiens interne et externe présents. Articulation tibio-tarsienne atteignant l'extrémité du museau.

Longueur du corps comprenant au plus 2 fois celle du tibia, égale à celle du tibia + fémur.

Téguments lisses ou finement chagrinés sur le dos, parfois quelques granules plats sur les flancs et la région dorsale postérieure. Paupière plus ou moins granuleuse. Dessous du corps lisse. Chez le mâle une grosse glande fémorale saillante, cratériforme et des sacs vocaux internes ouverts sur le plancher buccal par un orifice circulaire.

Teinte dorsale fauve avec typiquement trois bandes transversales sombres, l'une au niveau des yeux, les autres au niveau des membres antérieurs et de la région inguinale, ces bandes sont parfois peu distinctes. Une ligne médiodorsale ou deux bandes latéro-dorsales plus claires peuvent exister. Parfois une tache claire dans l'aine. Gorge et poitrine brunes, plus ou moins fortement tachetées de blanchâtre, avec souvent une ligne médiane claire. Abdomen blanc jaunâtre, lèvre inférieure alternativement tachée de clair et sombre.

M. tricinctus est connue de la forêt de l'est, du massif de l'Andringitra et des chaînes Anosyennes.

***Mantidactylus biporus* (Boulenger, 1889)**

(fig. 57 et 58)

Rana bipora Boulenger, 1889, Ann. Nat. Hist., sér. 6, 4, p. 246 (Madagascar. Syntype B. M. 1947.2.26.47).

Espèce de taille moyenne (40 mm), d'aspect général trapu, à courtes pattes postérieures. Tête aussi longue que large, museau obtus, ne dépassant pas la fente buccale, canthus arrondi, région loréale oblique, concave. Narines plus proches de l'extrémité du museau que de l'oeil. Espace oeil-narine égal à l'espace interorbital, plus étroit que l'espace internarinal.

Dents vomériennes présentes. Langue avec une papille médiane, parfois indiquée seulement par une courte fente.

Doigts et orteils obtus sans véritables dilatations terminales. Palmure peu étendue, laissant au moins une phalange libre à tous les orteils. Tubercules métatarsiens interne et externe présents. Articulation tibio-tarsienne dépassant le tympan.

Téguments lisses en dessus et en dessous. Une paire de glandes fémorales sur chaque cuisse.

Brun foncé avec ou sans ligne vertébrale claire. Une tache noire anguleuse, plus ou moins nette entre les yeux. Dessus de la tête plus clair. Flancs ponctués de blanc. Dessous blanchâtre, nuagé de brun sur la gorge. Pattes indistinctement barrées de sombre.

Colonne vertébrale diplasiocoele, à vertèbres plus larges que longues, à diapophyses longues et grêles, celles de la vertèbre sacrée non élargies, celles de V7 et V8 perpendiculaires au rachis, de V4 à V6 inclinées vers l'arrière, les autres dirigées vers l'avant. Nasaux moyens, largement séparés l'un de l'autre, à longue apophyse postéro-externe. Vomer à apophyse odontophore atteignant le palatin. Fronto-pariétaux longs, à bords latéraux rectilignes, à bord antérieur droit. Parasphénoïde à bords latéraux convexes terminés en pointe. Omosternum largement bifurqué, la branche médiane sensiblement aussi longue que la largeur de la bifurcation. Sternum court, ni bifurqué, ni échancré. Carpe à 6 os, tarse à 3 os.

Espèce forestière du domaine de l'Est.

***Mantidactylus ulcerosus* (O. Boettger, 1880)**

(fig. 52 à 56)

Limnodytes ulcerosus O. Boettger, 1880, Zool. Anz., 3, p. 282 et 1881, Abh. Senckenb. Ges., 12, p. 505, pl. 4, fig. 17 (Nosy Bé. Syntypes S. M. F. 6605).

Mantidactylus bellyi Mocquard, 1895, Bull. Soc. philom. Paris, sér. 8, n^o 7, p. 126 (Montagne d'Ambre. Holotype M. H. N. P. 1893—240).

Mantidactylus brauni E. Ahl, 1929, Mitt. Zool. Mus. Berlin, 14, 3/4, p. 472 (Akkoraka. Holotype Z. M. U. 31617).

Espèce de taille moyenne, d'aspect robuste. Tête grosse, sensiblement aussi longue que large, museau court, subanguleux, canthus arrondi, région loréale verticale, concave. Narines plus proches de l'extrémité du museau que de l'oeil. Espace oeil-narines un peu plus étroit que l'espace interorbital ou internarinal. Tympan grand.

Dents vomériennes présentes. Langue avec une papille médiane.

Doigts et orteils à petites dilatations. Palmure étendue atteignant la base de la dilatation à tous les orteils sauf au 4 et du côté interne des orteils 2 et 3. Tubercules métatarsiens interne et externe présents, ce dernier parfois peu distinct. Articulation tibio-tarsienne atteignant la narine.

Téguments dorsaux avec des verrucosités éparses, irrégulièrement disposées, plus ou moins allongées. En dessous lisse sauf sur la région postéro-latérale de l'abdomen qui est granuleuse.

Coloration variable et sans caractéristiques, grise ou brunâtre en dessus avec des marques sombres irrégulières. Souvent une ligne ou une bande vertébrale claire. En dessous blanc sale, taché ou marbré de sombre. Pattes plus ou moins nettement barrées.

Colonne vertébrale diplasiocoèle, à vertèbres plus larges que longues, à diapophyses grêles et allongées. Nasaux très grands, contigus, recouvrant le sphénothéride et atteignant les fronto-pariétaux, à apophyse postéro-externe très développée. Vomer grand, à courte apophyse odontophore. Fronto-pariétaux assez longs. Parasphénoïde rétréci en avant. Omosternum largement bifurqué, la branche médiane plus longue que les latérales. Sternum court. Tarse à 3 os.

Espèce très commune dans toutes les régions forestières.

L'examen des types de *bellyi* et *brauni* ne permet pas de mettre en évidence des caractères suffisants pour justifier leur maintien en tant qu'espèces distinctes.

***Mantidactylus inaudax* (Peracca, 1893)**

Rana inaudax Peracca, 1893, Boll. Mus. Torino, 8, n° 156, p. 7 (Andrangoloaka. Syntypes perdus).

Espèce d'assez petite taille (35 mm). Tête aussi longue que large, museau arrondi, canthus peu marqué, région loréale subverticale, concave. Narines plus proches de l'extrémité du museau que de l'oeil. Espace oeil-narine plus étroit que l'espace internarinal, égal à l'espace interorbital. Tympan au moins égal au diamètre transversal de l'oeil chez le mâle, nettement plus étroit chez la femelle.

Dents vomériennes présentes. Langue sans papille médiane.

Doigts allongés, à très petites dilatations terminales, à peine plus larges que la phalange. Orteils à dilatations un peu plus larges. Palmure étendue jusqu'à la base des dilatations du côté externe des orteils sauf au 4ème. Un gros tubercule métatarsien interne oval saillant et un petit tubercule externe. Articulation tibio-tarsienne atteignant au plus l'orbite.

Longueur du corps comprenant 2 fois $1\frac{1}{2}$ celle du tibia.

Téguments chagrinés, granuleux en arrière et sur les flancs. Abdomen lisse. Une glande fémorale peu développée chez le mâle.

Coloration sans caractéristique: brunâtre en dessus avec une barre foncée entre les yeux et des macules grises sur le dos. Pattes barrées transversalement de sombre. Dessous nuagé de sombre sur la gorge, la poitrine, la face inférieure des cuisses et des tibias.

M. inaudax est une forme du domaine de l'Est.

***Mantidactylus grandisonae* Guibé, 1974**

(fig. 59 et 60)

M. grandisonae Guibé, (1973) 1974, Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris, sér. 3, n° 171, Zool. 116, p. 1170, fig. 1 B & C (Ambana, chaînes Anosyennes. Holotype et paratypes M. H. N. P. 1972—2085 et 1972—2086 à 2098).

Espèce de petite taille (18 à 20 mm ♂; 20 à 25 mm ♀). Tête nettement plus longue que large, museau triangulaire, obliquement tronqué vers l'arrière de profil, canthus arrondi, région loréale haute, verticale. Narines plus proches de l'extrémité du museau que de l'oeil. Espace oeil-narine plus étroit que l'espace interorbitaire ou internarinal.

Dents vomériennes absentes. Langue sans papille médiane.

Doigts à dilatations terminales moyennes. Des tubercules sur le métacarpe et le carpe; chez le mâle les doigts sont aplatis, élargis et frangés. Orteils à petites dilatations. Palmure réduite, prolongée en frange étroite. Tubercules métatarsiens interne et externe présents. Articulation tibio-tarsienne atteignant au moins l'oeil.

Longueur du corps comprenant environ 3 fois celle de la tête, près de 2 fois celle du tibia, supérieure à celle du tibia + fémur.

Téguments lisses sauf sur la région abdominale postérieure. Une grosse formation glandulaire fémorale oblongue et des sacs vocaux internes ouverts sur le plancher buccal chez le mâle.

Coloration sans caractéristiques: fauve plus ou moins rembruni sur la tête et le dos, région tympanique plus foncée, brunâtre, cette teinte se prolonge sur les flancs où elle s'estompe graduellement, elle est limitée vers le bas par une bande blanche qui s'étend sur la lèvre. Dessous blanchâtre avec un fin pointillé sombre.

L'espèce n'est connue que de la localité type.

***Mantidactylus alutus* (Peracca, 1893)**

(fig. 61 et 62)

Rana aluta Peracca, 1893, Boll. Mus. Torino, 8, n° 156, p. 12 (Andrangoloaka. 2 syntypes M. H. N. P. 1894—1 et 2).

Espèce d'assez petite taille (30 mm), à courtes pattes postérieures. Tête aussi longue que large, museau arrondi, canthus indistinct, région loréale oblique. Narines plus proches de l'extrémité du museau que de l'oeil. Espace oeil-narine plus étroit que l'espace interorbital ou internarinal. Tympan beaucoup plus large chez le mâle que chez la femelle.

Dents vomériennes présentes. Langue sans papille médiane.

Doigts et orteils assez grêles, obtus, sans dilatation terminale apparente. Palmure moyenne, laissant au moins une phalange libre à tous les orteils. Tubercule métatarsien interne présent, petit, pas de tubercule externe. Articulation tibio-tarsienne atteignant l'oeil.

Téguments entièrement lisses dessus et dessous. Une grosse glande cratériforme chez le mâle.

Deux types de coloration. Brun lavé de gris en dessus avec de petites taches noires irrégulières sur le dos et les flancs formant parfois une réticulation. Pattes postérieures avec des barres transversales sombres plus ou moins complètes. Face postérieure des cuisses marbrée. Une tache noire, moins nette sur la tête, depuis le museau jusqu'à l'oeil, une autre, bordée de blanc en dessous, étendue de l'oeil au tympan. Gorge jaune pâle, abdomen blanchâtre avec un pointillé noir irrégulier.

Brun clair en dessus avec des taches foncées irrégulières. Une ligne grise médiodorsale. Gorge et poitrine, ainsi que l'abdomen jaunâtre immaculé.

Espèce du domaine de l'Est.

Arnoult et Razarihelisoa (1967) ont décrit la forme larvaire de cette espèce.

***Mantidactylus madecassus* (Milot et Guibé, 1950)**

(fig. 63 à 73)

Rhacophorus (Philautus) madecassus Milot et Guibé, 1950, Mém. Inst. Sci. Madagascar, sér. A, 1, p. 203, fig. (Massif de l'Andringitra. Syntypes M. H. N. P. 1953—246).

Espèce d'assez petite taille (30 à 35 mm), d'aspect svelte. Tête aussi large que longue, museau ogival, arrondi de profil, canthus indistinct, région loréale oblique. Narines à égale distance de l'oeil et de l'extrémité du museau. Espace oeil-narine nettement plus étroit que l'espace interorbital ou internarinal.

Dents vomériennes absentes. Langue sans papille médiane.

Doigts et orteils longs et grêles, à petites dilatations. Tubercules sous-articulaires des doigts élargis transversalement, ceux du doigt 3 parfois doubles. Palmure étendue, atteignant les dilatations sauf à l'orteil 4. Tubercule métatarsien interne saillant, oval, pas de tubercule externe. Articulation tibio-tarsienne atteignant au moins l'oeil.

Téguments entièrement lisses dessus et dessous, parfois quelques granulations sur les flancs.

Teinte générale foncée olivâtre ou brunâtre avec des taches ou des mouchetures noires irrégulières. Pattes postérieures, surtout la jam-

be, barrées transversalement. Face ventrale blanc sale, plus ou moins densément piquetée de sombre, en particulier sur les pattes postérieures qui paraissent ainsi plus foncées que le reste de la face inférieure. Certains sont beaucoup plus pâles et ont une teinte générale crème.

Colonne vertébrale diplasiocoele à vertèbres plus larges que longues, à diapophyses relativement courtes. Style osseux de l'omosternum long, largement bifurqué à sa base, style osseux du sternum court et large à sa base. Nasal en large plaque pourvue d'un processus postéro-externe. Phalange terminale bifurquée. Carpe à 6 os.

L'espèce décrite du cirque Boby dans le massif de l'Andringitra a été à nouveau retrouvée dans cette station.

***Mantidactylus bourgati* Guibé, 1974**

(fig. 74)

M. bourgati Guibé, (1973) 1974, Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris, sér. 3, n° 145, Zool. 109, p. 1009, fig. (Massif de l'Andringitra. Holotype et paratypes M. H. N. P. 1972—437 et 1972—440, 464, 472, 476, 479 et 491).

Espèce de taille assez moyenne (35 mm ♂; 40 m ♀), d'aspect général robuste. Tête aussi longue que large, museau subanguleux, arrondi de profil, canthus mousse. Narines plus proches de l'extrémité du museau que de l'oeil. Espace oeil-narine plus étroit que l'espace internarinal égal ou presque à l'espace interorbital. Tympan grand, éloigné de l'oeil.

Dents vomériennes présentes. Langue sans papille médiane.

Doigts et orteils à petites dilatations terminales. Palmure étendue, peu échancrée, atteignant la base des dilatations sauf du côté interne des orteils 2 et 3 et des deux côtés du 4. Tubercule métatarsien interne allongé, saillant, pas de tubercule externe. Articulation tibio-tarsienne atteignant au moins l'oeil.

Téguments lisses dessus et dessous, parfois quelques granules sur les flancs chez le mâle qui possède une glande fémorale saillante, cratéri-forme, absente chez la femelle.

Coloration sans caractéristiques. Olivâtre avec des macules sombres irrégulières, une barre entre les yeux, parfois prolongée vers l'arrière où elle s'unit à deux taches scapulaires formant ainsi un dessin en X. Dessus de la tête vermiculé de sombre. Flancs tachetés de foncé. Face inférieure blanc jaunâtre saupoudrée plus ou moins intensément de sombre. Membres postérieurs barrés transversalement jusqu'aux orteils. Face postérieure des cuisses vermiculée.

L'espèce est seulement connue de la localité type.

***Mantidactylus betsileanus* (Boulenger, 1882)**

(fig. 75 à 77)

Rana betsileana Boulenger, 1882, Cat. Batr. Sal. Brit. Mus., éd. 2, p. 460 (Betsileo. Syntypes B. M. 1947.2.26.33—40).

Rhacophorus fumigatus Mocquard 1895, Bull. Soc. philom. Paris, sér. 8, 7, p. 106 (Côte ouest de Madagascar. Holotype M. H. N. P. 1895—258).

Mantidactylus multiplicatus O. Boettger, 1913, in Voeltzkow, Reise O-Afr., 3, p. 273 (Ouest de Madagascar. Holotype S. M. F. 6733).

Espèce de taille moyenne (35 à 40 mm), d'aspect robuste. Tête un peu plus longue que large, museau court, obtus, canthus peu marqué, région loréale verticale, concave. Narines plus proches de l'extrémité du museau que de l'oeil. Espace oeil-narine nettement plus étroit que l'espace inter-orbital ou internarinal. Tympan net, égal au diamètre oculaire chez le mâle, plus étroit chez la femelle.

Dents vomériennes présentes. Langue sans papille médiane.

Doigts et orteils à petites dilatations terminales. Palmure moyenne, laissant au moins une phalange libre à tous les orteils. Tubercule métatarsien interne étroit, allongé, tubercule externe présent. Articulation tibio-tarsienne atteignant au plus l'extrémité du museau.

Longueur du corps comprenant un peu plus de 2 fois celle du tibia, inférieure à celle du tibia + fémur.

Téguments finement chagrinés avec une ébauche plus ou moins nette de replis dorso-latéraux et de fins cordons irréguliers sur le dos. Lisse en dessous. Une glande fémorale cratériforme chez le mâle.

Coloration très variable, sans caractéristiques. Brun rougeâtre, plus ou moins éclairci sur la tête et le dos, avec des taches sombres entre les yeux, sur les épaules et la région dorsale. Côtés de la tête rembrunis ainsi que les flancs qui sont tachés de sombre. Une macule blanche à l'extrémité du museau. Gorge et poitrine blanchâtre, avec souvent une série de taches claires allongées sur la ligne médiane. Abdomen jaunâtre. Face postérieure des cuisses nuagée. Pattes postérieures nettement barrées de sombre.

Chez les juvéniles la teinte est beaucoup plus uniformément grisâtre et le dessous du corps plus clair. La macule de l'extrémité du museau est toujours nette.

L'espèce est commune dans tous les domaines, à l'exception cependant de celui du sud.

Arnoult et Razarihelisoa (1967) ont décrit le développement et la larve de cette espèce.

***Mantidactylus ambohimitombi* Boulenger, 1918**

(fig. 81)

M. ambohimitombi Boulenger, 1918, Proc. Zool. Soc. London, p. 160 (Forêt d'Ambohimitombi. Syntypes B. M. 1947.2.26.25—32).

Espèce de grande taille (65 mm), d'aspect lourd, à pattes postérieures courtes et robustes. Tête aussi longue que large, museau obtus, arrondi de profil, canthus indistinct, région loréale oblique, concave. Narines à égale distance de l'oeil et de l'extrémité du museau. Espace oeil-narine nettement plus étroit que l'espace interorbital ou internarinal. Tympan peu distinct.

Dents vomériennes présentes. Langue sans papille médiane.

Doigts et orteils à dilatations terminales étroites. Palmure étendue atteignant la base des dilatations sauf aux orteils 2, 3 et 4. Tubercule métatarsien interne très petit, pas de tubercule externe. Articulation tibio-tarsienne atteignant au moins l'oeil.

Longueur du corps comprenant au moins 2 fois celle du tibia.

Téguments finement chagrinés sur le dos. Abdomen lisse. Glandes fémorales peu marquées, surtout chez la femelle.

Coloration brune plus ou moins foncée, tachée ou marbrée de sombre, souvent une tache foncée triangulaire entre les yeux, une bande canthale sombre et une ligne vertébrale claire. Dessous blanchâtre plus ou moins nuagé de brun, parfois entièrement brunâtre.

Forme du domaine de l'est.

***Mantidactylus curtus* (Boulenger, 1882)**

(fig. 78, 79 et 80)

Rana curta Boulenger, 1882, Cat. Batr. Sal. Brit. Mus., éd. 2, p. 461 (Est Betsileo. Syntypes B. M. 1947.2.10.28—31).

Espèce de taille moyenne (45 mm), d'aspect massif, à courtes pattes postérieures. Tête à peine plus longue que large, museau arrondi en vue supérieure et de profil, canthus indistinct, région loréale oblique. Narines à égale distance de l'oeil et de l'extrémité du museau. Espace oeil-narine plus large que l'espace interorbital ou internarinal. Tympan égal au diamètre oculaire chez le mâle, plus étroit chez la femelle.

Dents vomériennes présentes. Langue sans papille médiane.

Doigts et orteils à dilatations terminales étroites. Palmure étendue laissant au plus une phalange libre du côté interne des orteils 2 et 3. Tubercule métatarsien interne petit, pas de tubercule externe. Articulation tibio-tarsienne atteignant au plus l'oeil.

Longueur du corps comprenant plus de 2 fois celle du tibia, supérieure à celle du tibia + fémur.

Téguments lisses ou finement chagrinés en dessus avec parfois quelques verrucosités plates sur les flancs, surtout chez le mâle. En dessous entièrement lisse. Une glande fémorale circulaire chez le mâle.

Coloration sans caractéristique. Brun olivâtre avec des taches arrondies, sombres sur le dos, une bande foncée entre les yeux et une tache noirâtre supratympanique. Dessous blanc sale, plus ou moins rembruni et nuagé de sombre sur la gorge et la poitrine. Pattes postérieures nettement barrées de sombre.

L'espèce est connue du domaine de l'Est et des massifs montagneux.

Arnoult et Razarihelisoa (1967) ont décrit le têtard de cette espèce.

***Mantidactylus glandulosus* Methuen et Hewitt, 1913**

M. glandulosus Methuen et Hewitt, 1913, Ann. Transv. Mus., 4, p. 60, fig. (Folohy. Syntypes T. M.).

Espèce de petite taille (23 mm). Tête un peu plus longue que large, museau pointu, canthus net, région loréale verticale, concave. Narines plus proches de l'extrémité du museau que de l'oeil.

Dents vomériennes présentes. Langue sans papille médiane.

Doigts et orteils à petites dilatations terminales. Palmure réduite. Tubercule métatarsien interne petit, pas de tubercule externe. Articulation tibio-tarsienne atteignant l'oeil.

Téguments fortement granuleux sur le dos, sauf entre les yeux. Dessous du corps lisse.

Gris foncé en dessus avec des taches blanc sale, lèvres barrées de blanc. Une zone éclaircie entre les yeux et à la racine du membre antérieur. Flancs marbrés ainsi que la face antérieure de la cuisse.

Gris blanchâtre en dessous, gorge marbrée. Parfois une ligne vertébrale claire.

L'espèce n'est connue que de la localité type. Selon Methuen et Hewitt elle est très proche d'*aerumnalis* Peracca dont elle différerait essentiellement "in the much smaller size of the tympanum and in the nature of the skin dorsally". Il se pourrait que *glandulosus* soit en fait un synonyme d'*aerumnalis*, le type de celle-ci est en effet un mâle comme l'indique la présence d'une glande fémorale cratériforme très développée, il est donc tout à fait normal que le tympan soit plus grand que l'oeil, dimorphisme sexuel constaté chez d'autres espèces de *Mantidactylus*. Cependant c'est surtout en raison de la nature des téguments que je maintiens *M. glandulosus* en tant qu'espèce distincte.

***Mantidactylus aerumnalis* (Peracca, 1893)**

(fig. 82)

Rana aerumnalis Peracca, 1893, Boll. Mus. Torino, 8 n° 156, p. 10. (Andrangoloaka. Type perdu).

Mantidactylus delormei Angel, 1938, Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris, sér. 2, 10, p. 488 (Massif de l'Andringitra. Holotype M. N. H. P. 1938—240).

Espèce de taille moyenne, d'aspect général svelte, à longues pattes postérieures. Tête plus longue que large, museau un peu plus long que le diamètre transversal de l'oeil, canthus arrondi, région loréale verticale, peu concave. Narines plus proches de l'extrémité du museau que de l'oeil. Espace oeil-narine sensiblement égal à l'espace interorbital. Tympan égal (♀) ou plus large (♂) que le diamètre oculaire.

Dents vomériennes présentes. Langue sans papille médiane.

Doigts trapus, à petites dilatations terminales. Orteils longs et grêles, à dilatations comme celles des doigts. Palmure rudimentaire ne dépassant pas les tubercules sous-articulaires proximaux. Tubercule métatarsien interne petit, pas de tubercule externe. Articulation tibio-tarsienne dépassant la narine.

Téguments avec deux replis glandulaires dorso-latéraux et une ébauche de pli médio-dorsal. Chez le mâle une grosse glande fémorale.

Brunâtre ou grisâtre, souvent lavé de rose. Une ligne médio-dorsale plus pâle, dilatée en tache sur le museau. Une bande noirâtre de l'oeil à la narine, s'élargissant sur la région tympanique, bordée par une bande gris argent qui passe sous l'oeil et le tympan. Une tache sombre à la racine du bras. Flancs plus clairs. Cuisses avec 5 à 7 barres foncées transversales, vermiculées sur leur face postérieure. Jambe et pied barrés transversalement de sombre. Ventre et gorge jaunâtre, réticulés de brun avec une zone médiale éclaircie.

L'espèce est connue du domaine du centre (localité type) et des massifs de l'Andringitra et de l'Ankaratra.

C'est avec doute que je place dans la synonymie d'*aerumnalis* *M. delormei* Angel, en effet le type de celle-ci est en très mauvais état de conservation, entièrement desséché et il est difficile d'en apprécier les caractères, en particulier l'existence ou non de replis dorsaux. Il se pourrait que ces derniers aient existé étant donné la différence, encore appréciable, entre la teinte dorsale et celle des flancs, telle qu'on peut l'observer chez *M. albofrenatus* par exemple. Par ailleurs la palmure très rudimentaire, la coloration générale, les relations entre la longueur de la tête et celle du corps ou du tibia plaident en faveur de cette synonymie.

Espèces douteuses

Mantidactylus laevis, Angel, 1929, Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris, sér. 2, 1, p. 360 (Environ de Tananarive. Type perdu).

Mantidactylus brunneus E. Ahl, 1929, Mitt. Mus. Berlin, 14, p. 474 (Nord-ouest de Madagascar. Holotype perdu).

Il se pourrait qu'il s'agisse de *M. ulcerosus* O. Boettger.

Mantidactylus tripunctatus Angel, 1930, Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris, sér. 2, 2, p. 619 (Province de Fort Dauphin et de Farafangana. Syntypes M. H. N. P. 1931—2L et 23 à 25).

Les syntypes sont dans un état de conservation tel qu'il est impossible d'en faire une étude précise.

Mantidactylus poissoni Angel, 1937, Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris, sér. 2, 9, p. 178 (Forêt de la Mandraka. Holotype M. H. N. P. 1937—1).

L'état de dessiccation total de l'individu en rend toute étude impossible. D'après la description il pourrait s'agir de *M. femoralis* (Boulenger).

Genre *Gephyromantis* Methuen, 1919

Gephyromantis Methuen, 1919, Proc. Zool. Soc. London, p. 351.

Le genre a été créé pour une petite espèce proche de *Mantidactylus*, mais en différant par le fait que ses métatarsiens externes étaient étroitement unis sur toute leur longueur. En 1929 Angel note chez une autre espèce, rapportée à ce genre, que les métatarsiens peuvent être plus ou moins séparés dans leur moitié distale et, en 1930, il souligne que la «constance de métatarsiens externes unis complètement, alliée souvent à une palme rudimentaire des orteils» ne peut mettre en doute la validité du genre. Telle n'est cependant pas l'opinion de E. Ahl qui, en 1929, considère *G. boulengeri*, espèce type du genre, comme appartenant au genre *Rhacophorus* et, en 1931, range *G. methueni* Angel parmi les *Mantidactylus*. En 1945 Guibé propose de compléter comme suit la diagnose du genre: «Métatarsiens externes unis, parfois séparés sur une partie de leur étendue, style osseux de l'omosternum et du sternum grêle, échancré ou bifurqué à la base.»

Le genre *Gephyromantis* est très proche de *Mantidactylus* dont il est parfois difficile de le distinguer, une étude des diverses espèces qu'il renferme permet d'en préciser les caractéristiques.

Aspect raniforme. Espèces en général de petite taille. Colonne vertébrale procoele ou diplasiocoele, non imbriquée. Vertèbres à corps assez large, diapophyses courtes, moins longues que la largeur vertébrale, celles de V5 et V6 dirigées vers l'arrière, de V7 et V8 plus ou moins perpendiculaires au rachis. Vertèbre sacrée à forte diapophyse non élargie. Arc neural sans trace d'apophyse épineuse (fig. 101, 102 et 118).

Nasal large, pourvu d'un processus postéro-externe bien développé (fig. 103 et 111). Fronto-pariétaux étroitement contigus, à bords latéraux plus ou moins rectilignes. Sphénethmoïde impair, envahissant plus ou moins la région nasale. Prémaxillaires étroits. Vomer large, pourvu ou non d'une apophyse odontophore. Parasphénoïde à bords rectilignes, irrégulièrement tronqué en avant. Squamosal à processus zygomatique grêle.

Omosternum à style osseux long, bifurqué à la base, la branche médiane aussi longue que l'espace séparant les branches latérales. Style osseux du sternum court, élargi, plus ou moins échancré à la base (fig. 87, 91, 105, 112 et 119). Hyoïde à sinus hyoglossal assez profond, processus alaire peu développé, processus postérieur en général absent. Hyale à processus antérieur en baguette rectiligne dirigée vers l'avant (fig. 113, 121).

Pupille horizontale. Dents vomériennes présentes ou absentes. Dilatations terminales des doigts et des orteils plus ou moins développées, avec un sillon complet sur leur face inférieure. Doigts libres, orteils le plus souvent à palmure rudimentaire. Métatarsiens externes étroitement unis, au moins sur la moitié de leur longueur. Chez certaines espèces le mâle possède un empâtement fémoral oblong et des sacs vocaux externes.

Clé des espèces

- 1—(10) Orteils à palmure très réduite, ne dépassant pas le tubercule sous-articulaire proximal. Tubercule métatarsien externe présent (fig. 84 et 86).
- 2—(3) Téguments dorsaux lisses. Des bandes longitudinales sombres sur le dos (fig. 83) *G. domerguei* Guibé p. 47
- 3—(2) Téguments dorsaux chagrinés ou granuleux. Dos sans bandes longitudinales sombres.
- 4—(9) Articulation tibio-tarsienne atteignant au moins l'extrémité du museau.
- 5—(6) Une barre sombre entre les yeux. Lèvre supérieure nettement marquée de blanc. Un fin repli dorso-latéral. Face ventrale blanche avec un semi plus ou moins dense de petites taches sombres *G. blanci* Guibé p. 48
- 6—(5) Pas de barre sombre entre les yeux. Lèvre supérieure sans marque blanche. Pas trace de repli dorso-latéral.
- 7—(8) Téguments irrégulièrement granuleux, surtout sur l'abdomen. Canthus net. Dents vomériennes en deux groupes distincts. Deux barres sombres sous l'oeil. Dessous du corps clair, légèrement ponctué de sombre *G. decaryi* Angel p. 49
- 8—(7) Téguments finement chagrinés dessus et dessous. Canthus arrondi. Dents vomériennes peu distinctes. Pas de barres sombres sous l'oeil. Dessous du corps foncé avec des taches claires sur la gorge et la poitrine *G. klemmeri* Guibé p. 50
- 9—(4) Articulation tibio-tarsienne n'atteignant pas l'extrémité du museau. Face inférieure blanchâtre avec des taches noires. Espace oeil-narine plus étroit que l'espace interorbital ou internarinal. Des formations glandulaires oblongues sur la cuisse du mâle *G. bertini* Guibé p. 51

- 10—(1) Palmure dépassant les tubercules sous-articulaires basaux, au moins à l'orteil 5 (fig. 100).
- 11—(14) Tubercules métatarsiens externes absents.
- 12—(13) Téguments lisses dessus et dessous. Articulation tibiotarsienne n'atteignant pas l'extrémité du museau *G. elegans* Guibé p. 51
- 13—(12) Téguments granuleux dessus et dessous, avec des granules irréguliers épars sur le dos. Articulation tibio-tarsienne dépassant l'extrémité du museau *G. webbi* (Grandison) p. 52
- 14—(11) Tubercules métatarsiens externes présents.
- 15—(16) Téguments plus ou moins granuleux. Soles palmaire et plantaire granuleuses *G. boulengeri* Methuen p. 53
- 16—(15) Téguments lisses ou finement chagrinés.
- 17—(18) Des ponctuations sombres ou de petites taches noirâtres sur l'ensemble du corps. Une série de taches plus ou moins alignées sur les flancs formant une ligne sombre *G. bicalcaratus* O. Boettger p. 55
- 18—(17) Ni ponctuations ni taches sur l'ensemble du corps.
- 19—(20) Dents vomériennes présentes. Espace oeil-narine sensiblement égal à l'espace internarinal. Teinte générale grisâtre ou rosée, le museau plus pâle. Des taches sombres sur le dos et les flancs. Membres postérieurs non distinctement barrés. Mâle avec des formations glandulaires fémorales *G. pulcher* (Blgr) p. 55
- 20—(21) Dents vomériennes absentes ou rudimentaires. Espace oeil-narine plus large que l'espace internarinal.
- 21—(22) Coloration claire avec des marques foncées plus ou moins étendues. Mâle avec une formation fémorale glandulaire oblongue, pigmentée de noir. Pas de sacs vocaux externes *G. blommersae* Guibé p. 57
- 22—(21) Coloration claire saupoudrée très finement de noir. Au plus une tache temporale brune. Mâle avec des sacs vocaux externes noirs. Pas de formation fémorale glandulaire *G. eiselti* Guibé p. 58

***Gephyromantis domerguei* Guibé, 1974**

(fig. 83 et 84)

G. domerguei Guibé (1973) 1974, Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris, sér. 3, n° 145, Zool. 109, p. 1014, fig. 7 et 8 (Massif de l'Andringitra. Holotype et paratypes M. H. N. P. 1972—190 et 1972—191 à 231).

Espèce de petite taille (15 mm ♂, 20 mm ♀), d'aspect svelte. Tête nettement plus longue que large, museau acuminé, tronqué verticalement de profil, sa longueur comprise environ 2 fois $\frac{1}{2}$ dans celle de la tête, canthus arrondi, région loréale haute et verticale. Narines plus proches de l'extrémité du museau que de l'oeil. Espace oeil-narine plus étroit que l'espace interorbital ou internarinal. Tympan petit, éloigné de l'oeil.

Dents vomériennes rudimentaires, à peine distinctes, souvent absentes. Langue sans papille médiane.

Doigts et orteils à dilatations très étroites. Métatarsiens externes unis sur toute leur longueur. Palmure rudimentaire, seule une étroite frange le long des orteils. Tubercules métatarsiens interne et externe présents. Articulation tibio-tarsienne ne dépassant pas l'oeil.

Longueur du corps comprenant environ 3 fois celle de la tête, 2 fois celle du tibia, un peu plus d'une fois celle du tibia + fémur.

Téguments lisses dessus et dessous. Chez le mâle il existe des sacs vocaux internes ouverts en fente sur le plancher buccal, mais pas de formation glandulaire fémorale.

Gris brunâtre sur le dos avec une bande brune foncée vertébrale, élargie sur l'espace interorbital et prolongée en pointe sur le dessus de la tête. Dorso-latéralement une bande brune s'étend de la région scapulaire à l'aine. Région canthale soulignée d'une bande sombre traversant l'oeil, la région tympanique et se prolongeant sur les flancs jusqu'à l'aine. Cette bande est bordée vers le bas, sur la lèvre et la région tympanique par un fin liseré blanc.

Face ventrale blanc jaunâtre, lèvre inférieure soulignée de brun. Des ponctuations brunes éparses sur la poitrine, pouvant s'organiser en deux taches pectorales individualisées. Des macules sombres sur l'abdomen, un fin pointillé foncé sous la cuisse.

L'espèce n'est signalée que de la localité type.

***Gephyromantis blanci* Guibé, 1974**

(fig. 85 à 87)

G. blanci Guibé, (1973) 1974, Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris, sér. n° 145, Zool. 109, p. 1015, fig. 9 et 10 (Massif de l'Andringitra. Holotype et paratypes M. H. N. P. 1972—183 et 1972—184 à 189).

Espèce de petite taille (25 mm), d'aspect général svelte, à longues pattes postérieures. Tête nettement plus longue que large, museau obtus, verticalement tronqué de profil, canthus net, région loréale haute, verticale. Narines plus proches de l'extrémité du museau que de l'oeil. Espace oeil-narine à peine plus étroit que l'espace interorbital ou internarinal.

Doigts longs et grêles, à dilatations étroites, doigt 3 plus long que le museau. Orteils à dilatations plus étroites que celles des doigts. Palmure rudimentaire. Métatarsiens externes unis sur toute leur longueur. Tubercules métatarsiens externe et interne présents. Articulation tibio-tarsienne dépassant l'extrémité du museau.

Longueur du corps comprenant plus de 2 fois celle de la tête, moins de 2 fois celle du tibia, nettement inférieure à celle du tibia + fémur.

Téguments chagrinés devenant plus ou moins granuleux sur la région dorsale postérieure, avec parfois un fin repli sur le dessus de la tête. Un repli dorso-latéral net au niveau de la région scapulaire. Côtés du corps et abdomen granuleux. Une formation glandulaire fémorale oblongue chez le mâle.

Teinte générale brune ou grisâtre avec une barre foncée entre les yeux. Dessus de la tête éclairci. Une bande sombre, limitée inférieurement par une zone blanche, s'étend sur les régions loréale et temporale et se prolonge jusqu'à la racine du bras. Sur le dos des marques foncées irrégulières.

Blanchâtre en dessous avec un semi de petites taches brunes, plus serrées chez le mâle au niveau de la gorge, de la poitrine et de la face inférieure des cuisses. Lèvre inférieure soulignée de taches noires. Membre postérieur barré transversalement. Une ligne claire sur la face interne du tibia. Dessous du tarse et du pied noir.

Espèce connue seulement du massif de l'Andringitra.

***Gephyromantis decaryi* Angel, 1930**

(fig. 88)

G. decaryi Angel, 1930, Bull. Soc. zool. France, 55, p. 548 (Midongy du sud et massif de l'Andringitra. Syntypes M. H. N. P. 1930—435 à 438).

G. decaryi leucocephala Angel, 1930, ibid. p. 551 (Midongy du sud et Befotaka. Syntypes M. H. N. P. 1930—441 à 442).

Espèce de petite taille (23 mm), d'aspect svelte, à longues pattes postérieures. Tête plus longue que large, museau anguleux à l'extrémité, canthus net, région loréale verticale, concave. Narines plus proches de l'extrémité du museau que de l'oeil. Espace oeil-narine au plus égal à l'espace interorbital ou internarinal. Tympan étroit.

Dents vomériennes en deux petits groupes en arrière des choanes. Langue sans papille médiane.

Doigts assez longs, à dilatations étroites. Orteils longs et grêles, en particulier le 4ème, dilatations plus étroites que celles des doigts. Palmure rudimentaire. Métatarsiens externes unis sur toute leur longueur. Tubercules métatarsiens interne et externe présents. Articulation tibio-tarsienne dépassant l'extrémité du museau.

Longueur du corps comprenant près de 2 fois celle de la tête, moins de 1 fois $\frac{1}{2}$ celle du tibia, nettement inférieure à celle du tibia + fémur.

Téguments irrégulièrement granuleux avec parfois de légers bourrelets longitudinaux. Abdomen granuleux. Chez le mâle une formation fémorale glandulaire oblongue.

Fauve piqué de sombre, plus clair sur le dessus de la tête. Des marques foncées, allongées, sur le dos, plus ou moins symétriquement dispo-

sées. Parfois une bande vertébrale claire. Régions canthale et sous-oculaire plus claires avec deux bandes sombres étendues de l'oeil à la lèvre. Dessous blanchâtre, parfois légèrement ponctué de sombre. Lèvre inférieure alternativement marquée de clair et sombre en avant, fortement pigmentée en arrière au pourtour de la mandibule. Membres postérieurs barrés transversalement.

L'espèce est connue du domaine de l'Est et des massifs montagneux.

G. decaryi leucocephala est représenté par deux individus mesurant respectivement 15 et 16 mm, il s'agit de juvéniles qu'il ne me paraît pas utile de séparer de l'espèce nominale.

***Gephyromantis klemmeri* Guibé, 1974**

(fig. 89 à 91)

G. klemmeri Guibé, (1973) 1974, Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris, sér. 3, n° 171, Zool. 116, p. 1175, fig. 4 (Massif du Marojezy. Holotype et paratypes M. H. N. P. 1973—955 et 1973—956 à 963).

Espèce de petite taille (20 mm ♂, 23 mm ♀), à longues pattes postérieures. Tête nettement plus longue que large, museau acuminé, élevé, arrondi de profil, canthus arrondi, région loréale haute, verticale, concave. Narines plus proches de l'extrémité du museau que de l'oeil. Espace oeil-narine sensiblement égal à l'espace interorbital ou internarinal. Tympan net.

Dents vomériennes en deux petits amas assez largement séparés. Langue sans papille médiane.

Doigts longs et grêles, le 3ème nettement plus long que le museau. Dilatations terminales nettes, plus étroites que le tympan. Tubercules sous-articulaires nets, deux tubercules carpiens. Orteils longs et grêles, à dilatation comme celles des doigts. Palmure nulle. Tubercules métatarsiens interne et externe présents. Métatarsiens externes unis sur toute leur longueur.

Longueur du corps comprenant 2 fois $\frac{1}{2}$ celle de la tête, 1 fois $\frac{1}{2}$ celle du tibia, plus courte que celle du tibia + fémur.

Téguments finement chagrinés dessus et dessous, sauf sur la gorge et la poitrine. Chez le mâle une grosse glande fémorale arrondie, saillante et des sacs vocaux externes visibles de chaque côte de la mandibule.

Dos avec des taches irrégulières fauves sur une teinte de fond brune, ces taches parfois à peine distinctes. Lèvre supérieure claire, lèvre inférieure avec des taches alternées claires et noirâtres. Dessous foncé, taché irrégulièrement de clair sur la gorge et la poitrine chez la femelle. Chez le mâle la gorge est blanchâtre avec une grande macule sombre, allongée, éclaircie au centre. Les sacs vocaux sont intensément pigmentés.

L'espèce n'est connue que de la localité type.

***Gephyromantis bertini* Guibé, 1947**

(fig. 92 à 96)

G. bertini Guibé, 1947 Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris, sér. 2, 19, p. 152 (Isaka Ivondro. Holotype M. H. N. P. 1935—168).

Espèce de petite taille (27 mm), à pattes postérieures grêles. Tête étroite, aplatie, plus longue que large, museau acuminé, dépassant la fente buccale, canthus net, région loréale verticale, concave. Narines beaucoup plus proches de l'extrémité du museau que de l'oeil. Espace oeil-narine plus étroit que l'espace interorbital ou internarinal. Tympan net.

Dents vomériennes absentes. Langue sans papille médiane.

Doigts à larges dilatations terminales, le double de la phalange. Quelques grands tubercules palmaires. Orteils à dilatations nettement plus étroites que celles des doigts. Métatarsiens externes étroitement séparés dans leur moitié distale. Palmure rudimentaire. Tubercules métatarsiens interne et externe présents. Articulation tibio-tarsienne atteignant l'oeil.

Longueur du corps comprenant plus de 2 fois celle de la tête, moins de 2 fois celle du tibia, plus courte que celle du tibia + fémur.

Téguments finement granuleux sur le dos, les flancs, la région abdominale postérieure, la face postérieure des cuisses et les tibias. Abdomen grossièrement granuleux. Chez le mâle il existe une formation fémorale glandulaire oblongue.

Brun en dessus, assombri sur les flancs qui présentent des taches claires. Canthus souligné de foncé ainsi que la région tympanique. Face inférieure blanchâtre, parsemée de petites taches foncées, arrondies sur la gorge, plus larges et allongées sur la poitrine et l'abdomen. Pattes avec de nombreuses barres transversales foncées, étroites. La moitié postérieure et supérieure des cuisses est noire ainsi que le dessous du tarse et du pied.

L'espèce est connue du domaine de l'Est ainsi que des chaînes Anosyennes.

***Gephyromantis elegans* Guibé, 1974**

(fig. 97 à 105)

G. elegans Guibé, (1973) 1974, Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris, sér. 3, n° 171, Zool. 116, p. 1175, fig. 3 (Massif de l'Andringitra. Holotype et paratypes M. H. N. P. 1972—1827 et 1972—1828 à 1841).

Espèce de taille moyenne (35 mm), à longues pattes postérieures. Tête à peine plus longue que large, museau arrondi, aussi long que le diamètre oculaire, canthus net, région loréale haute, verticale, concave. Narines plus proches de l'oeil que de l'extrémité du museau. Espace oeil-narine plus étroit que l'espace interorbital ou internarinal.

Dents vomériennes en deux séries obliques entre les choanes. Langue sans papille médiane.

Doigts grêles à larges dilatations terminales. Orteils à dilatations à peine plus étroites que celles des doigts. Palmure réduite. Métatarsiens externes unis sur toute leur longueur. Tubercule métatarsien interne petit, pas de tubercule externe. Articulation tibio-tarsienne atteignant au moins l'oeil.

Longueur du corps comprenant 2 fois $\frac{1}{2}$ celle de la tête, un peu plus de 1 fois $\frac{1}{2}$ celle du tibia, au plus égale à celle du tibia + fémur.

Téguments entièrement lisses dessus et dessous. Un empâtement glandulaire fémoral oblong et des sacs vocaux internes ouverts en fente sur le plancher buccal chez le mâle.

Grisâtre en dessus avec sur le dos des barres noirâtres bordées de clair, de disposition variable. Une bande médiane élargie en T au niveau des yeux. Canthus souligné de noir. Flancs grossièrement maculés de blanchâtre. En dessous gorge et poitrine noirâtres avec de petites taches blanches, abdomen marbré de sombre sur fond clair. Pattes antérieures brunes avec des taches blanches en dessous. Cuisses, tibias et tarses barrés transversalement, avec de grosses taches blanches en dessus, irrégulièrement tachés de sombre en dessous.

L'espèce est signalée des chaînes Anosyennes et du massif de l'Andohahelo.

***Gephyromantis webbi* (Grandison, 1953)**

(fig. 106 et 107)

Rhacophorus webbi Grandison, 1953, Ann. Mag. nat. Hist., sér. 12, 6, p; 855, fig. (Nosy Mangabé, baie d'Antongil. Holotype B. M.).

Espèce de petite taille (25 mm). Tête plus longue que large, museau anguleux, canthus net, incurvé, région loréale haute, verticale, concave. Narines plus proches de l'extrémité du museau que de l'oeil. Espace oeil-narine égal ou plus étroit que l'espace interorbital ou internarinal. Tympan petit.

Dents vomériennes en deux petits groupes en arrière des choanes. Langue sans papille médiane.

Doigts longs et grêles, à larges dilatations, égales au double de la phalange. Doigt 3 nettement plus long que le museau. Orteils grêles, à dilatations plus étroites que celles des doigts. Palmure peu étendue, dépassant à peine le tubercule sous-articulaire proximal. Tubercule métatarsien interne présent, pas de tubercule externe. Métatarsiens externes unis sur toute leur longueur. Articulation tibio-tarsienne dépassant l'extrémité du museau.

Longueur du corps comprenant plus de 2 fois celle de la tête, environ 2 fois celle du tibia, plus courte que celle du tibia + fémur.

Téguments dorsaux finement granuleux avec de gros granules arrondis, irrégulièrement disposés. Gorge et poitrine lisses, abdomen granuleux. Chez le mâle il existe une formation glandulaire fémorale oblongue et des sacs vocaux externes.

Brun foncé sur le dos, éclairci sur le museau avec deux ou trois bandes transversales, étroites, plus claires. Flancs marbrés de blanchâtre. Gorge et poitrine blanc sale tacheté de sombre. Abdomen blanchâtre. Lèvre inférieure tachetée de clair et sombre. Membres nettement barrés transversalement de sombre jusqu'aux doigts et aux orteils. Face postérieure des cuisses brunâtre avec un semi de points blancs.

Deux individus de la station forestière de Farankariana sont rapportés à cette espèce.

***Gephyromantis boulengeri* Methuen, 1919**

(fig. 108 à 113)

G. boulengeri Methuen, 1919, Proc. Zool. Soc. London, (1919), p. 351 (Folohy. Holotype et paratype T. M.).

Rhacophorus gephyromantis E. Ahl, 1929, Mitt. Zool. Mus. Berlin, 14, p. 480 (nom substitué).

G. verrucosus Angel, 1930, Bull. Soc. zool. France, 55, p. 551 (Fort Carnot. Syn-types M. H. N. P. 1930—443 et 444).

Espèce de petite taille (25 à 30 mm), d'aspect robuste. Tête plus longue que large, museau anguleux, arrondi de profil, canthus net, région loréale haute, verticale, concave. Narines plus proches de l'extrémité du museau que de l'oeil. Espace oeil-narine égal à l'espace interorbital, plus étroit que l'espace internarinal.

Dents vomériennes présentes. Langue sans papille médiane.

Doigts à larges dilatations. Des tubercules saillants sous les métacarpiens et sur la région palmaire. Orteils longs, à dilatations plus étroites que celles des doigts. Palmure réduite, dépassant au plus le tubercule sous-articulaire proximal à l'orteil 5. Métatarsiens externes unis sur toute leur longueur. Tubercules métatarsiens interne et externe présents, le premier gros et saillant. Sole plantaire garnie de tubercules plus ou moins alignés. Articulation tibio-tarsienne atteignant au moins l'extrémité du museau.

Longueur du corps comprenant moins de 2 fois celle du tibia, égale à celle du tibia + fémur.

Téguments chagrinés sur le dos avec des granules formant des cordons irréguliers parfois peu accusés. Sur les flancs, la face supérieure des cuis-

ses et des tibias existent des formations analogues. Gorge et poitrine lisses. Abdomen granuleux. Soles plantaire et palmaire granuleuses. Chez le mâle il existe une formation glandulaire fémorale oblongue et des sacs vocaux externes.

Les granulations dorsales sont sujettes à d'importantes variations, elles peuvent prendre une grande importance donnant à l'individu un aspect verruqueux (*G. verrucosus*).

Coloration très variable permettant de distinguer les principaux types suivants.

—1⁰— Teinte générale brune foncée avec des marques sombres irrégulières, plus ou moins nettes, souvent localisées sur les granules. Parfois une barre sombre entre les yeux et une large tache brune sur la région tympanique. En dessous la lèvre inférieure est marquée de brun et blanc sur son pourtour, la gorge est fortement pigmentée avec une bande claire médiane.

—2⁰— Teinte beaucoup plus pâle due à un éclaircissement général donnant finalement une coloration grisâtre plus ou moins uniforme. La décoloration affecte également la gorge qui devient jaunâtre. La tache brune tympanique demeure distincte dans tous les cas.

—3⁰— Coloration comme chez le type 1, mais avec les flancs plus ou moins uniformément clairs.

—4⁰— Une large bande claire occupe toute la région médio-dorsale ainsi que le dessus de la tête, les côtés du corps sont uniformément rembrunis, sombres.

—5⁰— Chez le juvénile la teinte générale est brune pâle avec des marques transversales foncées plus ou moins nettes sur le dos.

Colonne vertébrale diplasiocoele, à vertèbres larges et courtes. Diapophyses plus courtes que la largeur vertébrale. Nasal en lame triangulaire, séparé de son homologue, sans contact avec le sphénethmoïde, prolongé à son angle externe. Fronto-pariétaux à bords latéraux rectilignes. Vomers en lame triangulaire, plus petits que les nasaux, séparés l'un de l'autre, pourvus d'une longue apophyse odontophore atteignant le palatin.

Omosternum bifurqué étroitement, la branche antérieure un peu plus longue que la largeur de la bifurcation. Sternum étroitement mais nettement bifurqué.

Espèce commune dans la région forestière du domaine de l'Est.

***Gephyromantis bicalcaratus* (O. Boettger, 1913)**

(fig. 114 à 116)

Rhacophorus bicalcaratus O. Boettger, 1913, in Voeltzkow, Reise O-Afr., 3, p. 320 (Ile Sainte Marie. Syntypes S. M. F. 6811).

Espèce de petite taille (25 à 30 mm), à grosse tête et longues pattes postérieures. Tête aussi longue que large, museau acuminé, arrondi de profil, canthus net, région loréale haute, verticale, légèrement concave. Narines plus proches de l'extrémité du museau que de l'oeil. Espace oeil-narine plus large que l'espace internarinal, sensiblement égal à l'espace interorbital. Tympan net.

Dents vomériennes en deux petits groupes en arrière des choanes. Langue sans papille médiane.

Doigt assez longs, à dilatations terminales élargies transversalement. Doigts 3 plus court que le museau. Orteils grêles, longs, à dilatations plus étroites que celles des doigts. Métatarsiens externes unis sur toute leur longueur. Palmure réduite. Tubercules métatarsiens interne et externe présents, le premier allongé, le second saillant et pointu. Articulation tibio-tarsienne atteignant au moins l'oeil.

Longueur du corps comprenant plus de 2 fois celle de la tête, au plus 2 fois celle du tibia, égale à celle du tibia + fémur.

Téguments finement chagrinés en dessus, granuleux sur l'abdomen. Un empâtement glandulaire fémoral oblong chez le mâle et des sacs vocaux internes ouverts sur le plancher buccal.

Teinte de fond fauve clair criblé sur le dos et les membres de ponctuations ou de petites taches brunes. Depuis l'extrémité du museau, le long du canthus et sur les flancs ces taches sont très serrées et forment une bande plus sombre qui s'estompe dans la région inguinale. Cette bande est souvent bordée d'une zone claire du côté dorsal. La densité des taches est parfois plus forte entre les yeux et sur la région médio-dorsale.

Sur les membres les ponctuations s'organisent en bandes transversales plus ou moins nettes, en particulier sur l'avant bras. Dessous du corps jaunâtre, avec parfois un fin pointillé foncé sur la gorge et la poitrine.

En dehors de la localité type l'espèce est connue du massif du Marojezy et de la région Fort Dauphin.

***Gephyromantis pulcher* (Boulenger, 1882)**

(fig. 117 à 123)

Rhacophorus pulcher Boulenger, 1882, Cat. Batr. Sal. Brit. Mus., éd. 2, p. 467 (Betsileo. Syntypes B. M.).

Rhacophorus liber Peracca, 1893, Bull. Mus. Torino, 8, 156, p. 14 (Andrangoloaka. Paratypes M. H. N. P. 1894—3 et B. M. 1947.2.8.64—67).

Gephyromantis methueni Angel, 1929, Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris, sér. 2, 1, p. 361 (Ambila et Lac Aloatra. Syntypes M. H. N. P. 1929—209, 211 et 212).

Gephyromantis albogularis Guibé, 1947, Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris, sér. 2, 19, p. 151 (Madagascar. Holotype et paratype M. H. N. P. 8146 et 8147).

Gephyromantis variabilis Millot et Guibé, 1951, Mém. Inst. Sci. Madagascar, sér. A, 5, 1, p. 204, figs (Forêt de Perinet et Itremo. Syntypes M. H. N. P. 1953—116).

Espèce de petite taille (30 mm). Tête un peu plus longue que large, museau ogival, canthus arrondi, région loréale verticale, concave. Narines plus proches de l'extrémité du museau que de l'oeil. Espace oeil-narine sensiblement égal à l'espace interorbital ou internarinal. Tympan petit.

Dents vomériennes présentes. Langue sans papille médiane.

Doigts allongés, à larges dilatations, celles des orteils plus étroites. Palmure réduite. Métatarsiens externes unis au moins dans leur moitié distale. Tubercules métatarsiens interne et externe présents. Articulation tibio-tarsienne atteignant au plus la narine.

Longueur du corps comprenant un peu moins de deux fois celle du tibia, égale à celle du tibia + fémur.

Téguments lisses ou légèrement chagrinés en dessus. Abdomen et cuisses granuleux. Chez le mâle il existe une formation glandulaire fémorale en amas oblong plus ou moins individualisé et des sacs vocaux internes ouverts sur le plancher buccal.

Coloration très variable.

—¹— Face dorsale fauve clair avec des mouchetures irrégulières brunes. Une tache foncée, mal définie entre les yeux et prolongée vers l'arrière sur le dos. Une tache ou une bande oblique blanche sous l'oeil. En dessous blanchâtre avec parfois des mouchetures sombres sur la poitrine et l'abdomen.

—²— Même type de coloration mais beaucoup plus foncé par intensification de la ponctuation sombre. Une ligne vertébrale claire, dessous souvent éclairci.

³— Dos roussâtre avec quelques mouchetures brunes, une barre brunâtre sur l'extrémité du museau, à travers la région loréale et le tympan, se prolonge sur les flancs où elle s'élargit. Sur le dos des taches brunes, rougeâtres, arrondies, irrégulières, formant une barre entre les yeux. Chez le mâle la gorge est uniformément blanc pur.

Colonne vertébrale procoele, à vertèbres un peu plus larges que longues. Diapophyses aussi longues que la largeur vertébrale. Nasaux grands, en large plaque, séparés sur la ligne médiane, prolongés par une longue apophyse externe. Vomeres assez réduits, largement séparés l'un de l'autre à for-

te apophyse odontophore reposant sur le palatin. Fronto-pariétaux larges, à bords latéraux légèrement convexes, à bord antérieur droit. Parasphénoïde tronqué en avant. Omosternum largement bifurqué, la branche médiane aussi longue que la largeur de la bifurcation. Sternum long, à base plus ou moins échancrée. Tarse à 2 os.

R. M. A. Blommers (1975) a décrit le développement embryonnaire et larvaire de cette espèce sous l'appellation de *G. liber* Peracca.

L'espèce est très commune dans toutes les régions forestières.

Il ne m'a pas été possible de mettre en évidence des caractères suffisants pour permettre de séparer *G. methueni*, en effet les types d'Angel, en assez mauvais état de conservation, sont des juvéniles. Il en est de même de *G. variabilis* et *albogularis* dont les caractères rentrent dans les limites de variabilité de *G. pulcher*.

***Gephyromantis blommersae* Guibé, 1975**

(fig. 126 à 131)

G. blommersae Guibé, 1975, Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris, sér. 3, n° 323, Zool. 230, p. 1081, figs (Forêts de Moramanga et de Perinet. Holotype et paratypes M. H. N. P. 1975—5 et 1975—6 à 13).

Espèce de petite taille (22 mm), d'aspect général svelte. Tête plus longue que large, museau ogival, arrondi de profil, nettement plus long que le diamètre de l'oeil, canthus net, région loréale haute, verticale, concave. Narines plus proches de l'extrémité du museau que de l'oeil. Espace oeil-narine plus étroit que l'espace interorbital ou internarinal. Tympan net.

Langue sans papille médiane. Dents vomériennes rudimentaires ou absentes.

Doigts à larges dilatations, sans trace de palmure, le doigt 3 aussi long que le museau. Orteils à dilatations un peu plus étroites que celles des doigts. Palmure réduite, dépassant le tubercule sous-articulaire basal entre les orteils 3 et 4 et 4 et 5. Tubercules métatarsiens interne et externe présents. Métatarsiens externes unis sur toute leur longueur. Articulation tibiotarsienne atteignant un point entre l'oeil et la narine.

Longueur du corps comprenant 2 fois $\frac{2}{3}$ celle de la tête, 1 fois $\frac{2}{3}$ celle du tibia, peu différente de celle du tibia + fémur.

Téguments lisses sur le dos, granuleux sur la face postérieure des cuisses et l'abdomen. Chez le mâle il existe une formation fémorale glandulaire oblongue, un peu saillante, pigmentée de noir. Des sacs vocaux internes ouverts sur le plancher buccal.

Coloration variable.

—1⁰— Gris ou brun clair sur le dos avec de petites taches irrégulières, plus sombres, une barre interoculaire et un V sur la région scapulaire. Régions canthale et tympanique brunes, lèvre supérieure blanche. Membres postérieurs comme le dos, avec des barres sombres sur la face antéro-supérieure des cuisses et des tibias.

—2⁰— Chez certains individus la coloration sombre canthale et tympanique se prolonge sur les flancs et envahit plus ou moins la région dorsale dont la teinte claire se trouve ainsi réduite. En même temps toutes les marques brunes (taches et barres transversales) sont nettement plus accusées. Le dessous du corps est irrégulièrement tacheté de sombre, surtout au niveau de la gorge et de la poitrine. Les formations glandulaires fémorales sont pigmentées de noir.

L'espèce n'est connue que des localités types.

***Gephyromantis eiselti* Guibé, 1976**

(fig. 124 et 125)

G. eiselti Guibé, 1976, Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris, sér. 3, n^o 323, Zool. 230, p. 1083, fig. 2 (Forêt de Perinet. Holotype et paratypes M. H. N. P. 1975—2 et 1975—3 et 4).

Espèce de petite taille (22 mm), d'aspects svelte. Tête plus longue que large, museau acuminé, arrondi de profil, canthus net, légèrement incurvé, région loréale haute, verticale, à peine concave. Narines un peu plus proches de l'extrémité du museau que de l'oeil. Espace oeil-narine plus étroit que l'espace internarinal ou interorbital. Tympan petit mais net.

Dents vomériennes absentes. Langue sans papille médiane.

Doigts à dilatations bien développées. De grands tubercules carpiens et un tubercule à la base du doigt 1. Orteils longs et grêles, à dilatations plus étroites que celles des doigts. Orteil 5 plus court que le 3. Palmure réduite, dépassant peu le tubercule sous-articulaire basal. Tubercules métatarsiens interne et externe présents. Métatarsiens externes unis sur toute leur longueur.

Longueur du corps comprenant 2 fois $\frac{1}{2}$ celle de la tête, 1 fois $\frac{2}{3}$ celle du tibia, égale ou presque à celle du tibia + fémur.

Téguments finement chagrinés dessus, granuleux sur la face inférieure et la face postérieure des cuisses. Des sacs vocaux externes chez le mâle mais pas de formations glandulaires fémorales distinctes.

Coloration sans caractéristiques. Fauve clair très finement saupoudré de noir. Région temporale et canthus souligné d'une bande brune. Lèvre supérieure teintée de blanc jusqu'à la racine du bras.

Dessous avec une très fine ponctuation sombre pouvant former une sorte de réseau sur la gorge et la poitrine. Sur les membres le pointillé foncé forme des bandes transversales.

Espèce connue seulement par ses types.

Genre *Rhacophorus* Kuhl, 1827

Rhacophorus Kuhl, 1827, Isis, 20, p. 294.

Hypsiboas Wagler, 1830, Syst. Amph., p. 200 (part.).

Boophis Tschudi, 1839, Classif. Batr., p. 34.

La multiplicité des découvertes de formes nouvelles et la diversité de leurs origines ont amené les auteurs à créer à côté du genre *Rhacophorus* de nombreux genres nouveaux, parmi ceux-ci Tschudi créa le genre *Boophis* pour une espèce malgache (*Boophis goudoti*). Il ne fut pas suivi par les auteurs qui considérèrent *Boophis* comme un synonyme de *Rhacophorus*, la majorité des formes malgaches ayant été décrites sous ce dernier nom générique.

En 1943 Laurent proposa de réhabiliter le genre *Boophis* pour les seules espèces malgaches, opinion récemment reprise par Liem (1970). Il me semble prématuré, étant donné l'insuffisance de nos connaissances relatives aux très nombreuses espèces rangées dans le genre *Rhacophorus* (s.l.) d'adopter cette manière de voir. C'est la raison pour laquelle j'ai maintenu, dans le présent travail, l'appellation *Rhacophorus* dont la diagnose, pour les formes malgaches, est la suivante.

Colonne vertébrale procoele, à vertèbres courtes et larges. Diapophyses, en particulier les postérieures, courtes, moins longues que la largeur vertébrale, diapophyses de V3 à V5 inclinées vers l'arrière, les suivantes perpendiculaires au rachis, celles de la vertèbre sacrée cylindriques. Arc neural sans trace d'apophyse épineuse (fig. 144, 145, 166, 174, 175).

Nasaux étroits, en lame transversale, recouvrant à peine la région nasale, prolongés par un processus postéro-externe. Fronto-pariétaux larges, contigus, à bords latéraux rectilignes, à bord antérieur plus ou moins obliquement tronqué vers l'avant et en dehors, ne dépassant pas en général le niveau des palatins. Vomers en lame entourant la choane et prolongés par une apophyse odontophore recouvrant plus ou moins le palatin. Ces derniers en baguette convexe vers l'avant, séparés sur la ligne médiane. Prémaxillaires élargis transversalement. Parasphénoïde étroit. Squamosal à processus antérieur (zygomatique) plus ou moins réduit, à processus postérieur en lame large (fig. 146, 163, 168, 177).

Omosternum à style osseux, élargi à la base qui ne présente pas de véritable échancrure. Style sternal long, ni échancré, ni bifurqué (fig. 143, 176). Hyoïde en plaque plus longue que large, sinus hyoglossal peu pro-

fond. Processus alaire plus ou moins développé, processus postéro-latéral réduit ou absent. Hyale à processus antérieur de forme variable (fig. 169).

Une phalange intermédiaire présente aux doigts et aux orteils. Carpe à 6 os, tarse à 2 os.

Pupille horizontale. Dents vomériennes présentes. Doigts et orteils à dilatations terminales portant sur la face inférieure un sillon complet. Doigts externes libres ou palmés, orteils à palmure plus ou moins étendue. Métatarsiens externes entièrement et largement séparés.

Chez le mâle il n'existe ni glande fémorale, ni sacs vocaux externes; en période de reproduction il peut se développer une pelote nuptiale à la base du premier doigt et des formations épineuses sur la gorge et la poitrine.

Clé des espèces malgaches

A—(B ou C) Palmure entre les doigts externes rudimentaire ou nulle (fig. 132, 134).

1—(2) Téguments dorsaux fortement granuleux. Des verrues spiniformes sur le dos et les membres, une frange denticulée le long de l'avant bras, du tarse et de l'orteil 5 (fig. 132 et 133) .. *R. aglavei* Methuen & Hewitt p. 62

2—(1) Téguments dorsaux lisses.

3—(4) Articulation tibio-tarsienne dépassant l'extrémité du museau
.....*R. opisthodon* Blgr. p. 63

4—(3) Articulation tibio-tarsienne ne dépassant pas l'extrémité du museau.

5—(6) Dilatations terminales des doigts étroites. Palmure des orteils échan-crée n'atteignant la base des dilatations à aucun orteil (fig. 136, 137)
..... *R. leucomaculatus* Guibé p. 63

6—(5) Dilatations terminales des doigts larges.

7—(8) Orteils entièrement palmés jusqu'aux dilatations. Tympan très petit. Des tubercules saillants sur les métacarpiens et les métatarsiens (fig. 138, 139)
.....*R. microtis* Guibé p. 64

8—(7) Orteils à palmure échan-crée, n'atteignant pas la dilatation, au moins à l'orteil 4 (fig. 141). Téguments granuleux sur l'abdomen
..... *R. tephraeomystax* (A. Dum.) p. 65

B—(A ou C) Palmure entre les doigts externes réduite et profondément échan-crée (fig. 148, 150).

1—(4) Téguments dorsaux plus ou moins intensément granuleux.

2—(3) Orteils palmés jusqu'à la base de la dilatation sauf au 4 qui garde une phalange libre. Dilatation des orteils égale à celle des doigts
..... *R. granulosis* Guibé p. 66

3—(2) Orteils à palmure échan-crée, n'atteignant pas la base de la dilatation. Deux phalanges libres à l'orteil 4. Dilatations des orteils plus étroites que celles des doigts *R. peraccae* Blgr. p. 67

4—(1) Téguments dorsaux lisses.

5—(8) Dilatations terminales des orteils larges, au moins égales au diamètre du tympan.

- 6—(7) Orteils à palmure étendue, laissant une phalange libre au 4. Dilatations terminales des orteils égales à celles des doigts (fig. 150, 151)
..... *R. idae* (Steind.) p. 68
- 7—(6) Orteils à palmure échancrée laissant libre deux phalanges au 4. Dilatations terminales des orteils plus étroites que celles des doigts (fig. 152, 153) *R. williamsi* Guibé p. 68
- 8—(5) Dilatations terminales des doigts et des orteils nettement plus étroites que le diamètre du tympan.
- 9—(10) Narines équidistantes de l'oeil et de l'extrémité du museau. Palmure échancrée, n'atteignant pas la base des dilatations. Des taches sombres liserées de blanc sur le dos (fig. 156) *R. boettgeri* Blgr. p. 69
- 10—(9) Narines plus proches de l'extrémité du museau que de l'oeil. Palmure peu échancrée, atteignant la dilatation aux orteils 2, 3 et 5. Pas de taches dorsales sombres liserées de blanc sur le dos (fig. 159, 160)
..... *R. brygooi* Guibé p. 70
- C—(A ou B) Doigts palmés au moins au $\frac{1}{3}$, la palmure atteint au moins le 2ème tubercule sous-articulaire aux deux doigts externes (fig. 164).
- 1—(2) Doigts entièrement palmés jusqu'à la base des dilatations
..... *R. albilabris* Blgr. p. 71
- 2—(1) Doigts à palmure n'atteignant pas la base des dilatations.
- 3—(4) Articulation tibio-tarsienne dépassant l'extrémité du museau. Tête plus longue que large. Doigts palmés au $\frac{1}{3}$. Grande taille
..... *R. goudoti* (Tschudi) p. 71
- 4—(3) Articulation tibio-tarsienne atteignant au plus l'extrémité du museau.
- 5—(6) Coloration dorsale uniformément jaune *R. luteus* Blgr. p. 73
- 6—(5) Coloration différente.
- 7—(8) Tête aplatie, à museau anguleux. Articulation tibio-tarsienne atteignant l'extrémité du museau. Un éperon cutané au talon
..... *R. madagascariensis* Ptrs. p. 73
- 8—(7) Tête à museau arrondi. Articulation tibio-tarsienne n'atteignant pas l'extrémité du museau. Pas d'éperon cutané au talon.
- 9—(10) Orteils à palmure échancrée, n'atteignant pas la base des dilatations, environ deux phalanges libres à l'orteil 4. Région inguinale, face postérieure des cuisses, face interne des tibias et des tarses rouge carmin
..... *R. rhodoscelis* Blgr. p. 74
- 10—(9) Orteils palmés jusqu'à la base des dilatations, sauf au 4. Pas de teinte rouge sur les membres postérieurs.
- 11—(12) Téguments chagrinés ou granuleux sur le dos et la face ventrale. Tête aussi large que longue. Teinte foncée des côtés de la tête nettement limitée par le canthus et le repli supratympanique
..... *R. hyloides* E. Ahl p. 75
- 12—(11) Téguments lisses sur le dos.
- 13—(14) Coloration formée de nombreuses petites taches claires sur fond sombre. Museau et canthus arrondis *R. laurenti* Guibé p. 76
- 14—(13) Coloration non tachetée.
- 15—(16) Coloration dorsale claire avec des macules foncées. Côtés de la tête et du museau avec des taches blanches. Narines plus proches de l'oeil que de l'extrémité du museau *R. callichromus* E. Ahl p. 76

- 16—(15) Coloration dorsale rougeâtre avec parfois des taches noires. Côtés de la tête et du museau non tachés de blanc. Face inférieure des cuisses rouge. Narines plus proches de l'extrémité du museau que de l'oeil.
 *R. majori* Blgr. p. 77

***Rhacophorus aglavei* Methuen et Hewitt, 1913**

(fig. 132 et 133)

R. aglavei Methuen et Hewitt, 1913, Ann. Transv. Mus., 4, p. 54, (Anamalazotra. Holotype T. M.).

R. sikorae O. Boettger, 1913, in Voeltzkow, Reise O-Afr., 3, p. 276, fig. 4 (Moramanga. Lectotype S. M. F. 6815).

Espèce de taille réduite (30 mm), à pattes postérieures longues et grêles. Tête un peu plus longue que large, museau obtus, canthus incurvé, peu marqué, région loréale haute, oblique. Narines saillantes, plus proches de l'extrémité du museau que de l'oeil. Espace oeil-narine égal à l'espace internarinal, plus étroit que l'espace interorbital, égal au diamètre transversal de l'oeil. Tympan petit, peu distinct.

Doigts à larges dilatations terminales, élargies transversalement. Un rudiment de palmure à la base des doigts externes. Orteils à dilatations comme celles des doigts. Palmure étendue, échancrée, laissant deux phalanges libres à l'orteil 4 et du côté interne de l'orteil 3. Tubercule métatarsien interne petit, pas de tubercule externe. Articulation tibio-tarsienne dépassant l'oeil.

Longueur du corps comprenant près de 2 fois celle de la tête, 1 fois $1/2$ celle du tibia, plus courte que celle du tibia + fémur.

Téguments chagrinés, parsemés sur l'ensemble du corps et des pattes de verrucosités spiniformes. Bord postérieur de l'avant bras et de l'orteil 5 avec une frange denticulée. Talon avec des prolongements cutanés spiniformes. Abdomen et face postérieure des cuisses fortement granuleux. Pourtour de l'orifice cloacal garni de prolongements spiniformes courts.

Grisâtre avec des taches rappelant un lichen d'écorce. Pattes barrées transversalement.

L'espèce est signalée du massif de l'Andringitra et de la forêt de Moramanga (domaine de l'Est).

R. sikorae O. Boettger et *R. aglavei* Methuen et Hewitt correspondent manifestement à la même espèce. Il n'a pas été possible de préciser la date de parution du travail de Boettger, donc, d'après les Règles Internationales de Nomenclature, on doit considérer ce dernier comme paru le 31-12-1913. Dans ces conditions le travail de Methuen et Hewitt datant d'octobre 1913 *R. aglavei* a la priorité.

***Rhacophorus opisthodon* Boulenger, 1888**

(fig. 134 et 135)

R. opisthodon Boulenger, 1888, Ann. Mag. nat. Hist., sér. 6, 1, p. 105 (Madagascar. Holotype B. M.).

Espèce de grande taille (90 mm). Tête volumineuse, aplatie, aussi large que longue, museau acuminé, arrondi de profil, sa longueur plus de 2 fois dans celle de la tête, canthus net, droit, région loréale verticale, concave. Narines beaucoup plus proches de l'extrémité du museau que de l'oeil. Espace oeil-narine nettement plus large que l'espace internarinal, peu différent de l'espace interorbital et du diamètre transversal de l'oeil.

Doigts longs, à larges dilatations terminales, une palmure rudimentaire entre les doigts externes. Orteils à dilatations comme celles des doigts, à palmure étendue, atteignant la base de la dilatation aux orteils 1 et 5 et du côté externe aux orteils 2 et 3. Tubercule métatarsien interne petit, pas de tubercule externe. Articulation tibio-tarsienne dépassant l'extrémité du museau.

Longueur du corps comprenant moins de 2 fois celle du tibia, inférieure à celle du tibia + fémur.

Téguments lisses sauf sur l'abdomen et la face postérieure des cuisses.

Brun avec des marbrures noirâtres, régions loréale et temporale assombries. Lèvre supérieure bordée de blanc. Dessous uniformément blanc sale. Pattes postérieures barrées de sombre.

Espèce de la région forestière du domaine de l'Est.

***Rhacophorus leucomaculatus* Guibé, 1975**

(fig. 136 et 137)

R. leucomaculatus Guibé, 1975, Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris, sér. 3, n° 233, Zool. 230, p. 1085 fig. 4 et 5 (Nosy Mangabé, baie d'Antongil. Holotype M. H. N. P. 1975—1).

Espèce de taille moyenne (38 mm), d'aspect grêle, à longues pattes postérieures. Tête aplatie, un peu plus longue que large. Museau tronqué de profil, canthus net, région loréale verticale. Narines très proches de l'extrémité du museau. Espace oeil-narine plus large que l'espace internarinal, peu différent de l'espace interorbital. Tympan égal au demi diamètre oculaire.

Doigts longs et grêles, à dilatations assez étroites, plus petites que le tympan. Pas trace de palmure entre les doigts externes. Orteils à dilatations plus étroites que celles des doigts. Palmure étendue échancrée, n'atteignant pas la base de la dilatation. Tubercule métatarsien interne

petit, pas de tubercule externe. Articulation tibio-tarsienne dépassant l'extrémité du museau.

Longueur du corps comprenant 1 fois $\frac{1}{2}$ celle du tibia, inférieure à celle du tibia + fémur.

Téguments entièrement lisses dessus et dessous.

Dessus de la tête et région dorsale médiane grise, une barre sombre entre les yeux, un chevron ouvert vers l'arrière sur la région scapulaire. Côtés du corps brunâtres. Une grosse macule blanche occupe presque entièrement la région loréale, une seconde la région postoculaire, elle est nettement délimitée par le repli supratympanique et se prolonge sur la face antérieure du bras. Région sous-oculaire et extrémité du museau brun, ce dernier avec une tache blanche terminale.

Gorge brun sombre avec une marque antérieure blanche. Poitrine et abdomen blanc, irrégulièrement pointillés de sombre. Pattes barrées transversalement de sombre, cuisses tachetées de brun foncé et de clair.

L'espèce n'est connue que par l'individu type, une femelle ovulée.

***Rhacophorus microtis* Guibé, 1974**

(fig. 138 et 139)

R. microtis Guibé, (1973) 1974, Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris, sér. 3, n° 171, Zool. 116, p. 1177, fig. 5 (Chaînes Anosyennes. Holotype et paratypes M. H. N. P. 1973—1080 et 1973—1081 à 1086).

Espèce de taille moyenne (σ 30 à 35 mm, φ 40 à 48 mm), d'aspect robuste, à grosse tête aplatie, un peu plus large que longue, à contours arrondis. Museau largement obtus, tronqué de profil, plus long que l'oeil, canthus incurvé, arrondi, région loréale oblique, concave. Narines plus proches de l'extrémité du museau que de l'oeil. Espace oeil-narine plus étroit que l'espace interorbital ou internarinal. Tympan très petit, beaucoup plus étroit que la dilatation terminale des doigts, éloigné de l'oeil.

Doigts à très larges dilatations, surtout au 3. Aucune trace de palmure entre les doigts externes. Tubercules sous-articulaires petits, sole palmaire granuleuse. Orteils à dilatations un peu plus étroites que celles des doigts. Palmure entière, non échancrée, atteignant la dilatation à tous les orteils. Tubercules sous-articulaires petits, tubercule métatarsien interne présent. Articulation tibio-tarsienne atteignant l'extrémité du museau.

Longueur du corps comprenant plus de 2 fois celle de la tête, au plus 2 fois celle du tibia, inférieure à celle du tibia + fémur.

Téguments lisses en dessus, ensemble de la face ventrale et des flancs granuleux. Les granules envahissent les soles palmaire et plantaire.

Teinte de fond jaunâtre avec de grandes macules brunes, irrégulières. Membres antérieurs et postérieurs nettement barrés transversalement de sombre jusqu'à l'extrémité des doigts et des orteils. Dessous du corps blanc jaunâtre.

L'espèce n'est connue que de la localité type.

***Rhacophorus tephraeomystax* (A. Duméril, 1853)**

(fig. 140 à 147)

Polypedates tephraeomystax A. Duméril, 1853, Ann. Sci. nat., sér. 3, 19, p. 153 (Madagascar. Syntypes M. H. N. P. 1660 A et B et 4584).

Polypedates crossleyi Peters, 1874, Monatsb. Akad. Berlin, p. 618, (Nosy Vola. Holotype Z. M. U.).

Rhacophorus boulengeri Peracca, 1892, Boll. Mus. Torino, 7, p. 112 (Andrango-loaka. Holotype Musée de Turin).

R. difficilis O. Boettger, 1892, Kat. Batr. Mus. Senck., p. 14 (Foizana. Holotype S. M. F. 6762).

R. hildebrandti E. Ahl, 1925, Zool. Anz., 65, p. 18 (Madagascar. Holotype Z. M. U. 10472).

R. doulioti Angel, 1934, Bull. Soc. zool. France, 69, p. 169 (Morondava. Syntypes M. H. N. P. 1891—356 et 357).

Espèce d'assez grande taille (55 à 60 mm). Tête aussi ou un peu plus large que longue, museau acuminé, arrondi de profil, canthus net, droit, région loréale verticale, concave. Narines plus proches de l'extrémité du museau que de l'oeil. Espace oeil-narine peu différent de l'espace interorbital ou internarinal. Articulation tibio-tarsienne dépassant l'oeil.

Doigts à dilatations moyennes, les externes sans trace de palmure. Orteils à dilatations plus étroites que celles des doigts. Palmure étendue, échan-crée, atteignant la dilatation sauf du côté externe des orteils 2, 3 et 4. Tubercule métatarsien interne petit, pas de tubercule externe. Articulation tibiotarsienne dépassant l'oeil.

Longueur du corps comprenant 2 fois $\frac{1}{2}$ celle de la tête, au plus 2 fois celle du tibia, égale ou supérieure à celle du tibia + fémur.

Téguments lisses sur le dos, légèrement granuleux sur la gorge et la poitrine, plus grossièrement sur l'abdomen et la face postérieure des cuisses. Le mâle en période de reproduction a le dos criblé de petites verrucosités saillantes et une grosse pelote nuptiale sur le pouce. Sur la gorge on remarque des replis longitudinaux correspondant à des sacs vocaux internes ouverts en fente sur le plancher buccal.

Coloration très variable et sans caractéristiques. Grisâtre ou brunâtre en dessus avec des taches sombres plus ou moins distinctes, pouvant former

une barre entre les yeux. Régions loréale et tympanique rembrunies, lèvre supérieure souvent soulignée de blanc. Une bande latéro-dorsale plus claire. Région inférieure des flancs maculée de blanc. Pattes plus ou moins nettement barrées de sombre, parfois ponctuées de foncé. Face postérieure des cuisses tachetée de clair. Dessus du tarse et du pied noirâtre. Gorge blanche, poitrine et abdomen jaunâtre.

L'espèce est très commune dans les régions forestières du domaine de l'Est.

La grande variabilité de cette espèce explique l'importance de la synonymie proposée. La distinction entre *tephraeomystax* et *crossleyi* ne me paraît pas possible, d'après Boulenger elle repose sur la seule disposition des dents vomériennes, pour Mocquard il n'existe pas de caractères distinctifs appréciables, par contre E. Ahl les sépare en raison de la largeur plus ou moins grande de l'espace interorbital. Il s'agit là de caractères mineurs, d'appréciation délicate, variables, c'est pourquoi je considère l'espèce de Peters comme synonyme de celle d'A. Duméril.

Il en est de même pour *R. boulengeri* Peracca. En l'absence de l'examen des types qui ont disparu, les descriptions sont trop concordantes pour permettre une discrimination.

Selon Mocquard (1909) *R. difficilis* Boettger serait voisin de *R. depressiceps* Boulenger. Nous avons signalé précédemment que cette dernière espèce devait être rangée parmi les Mantidactylus, par contre l'examen du type de Boettger permet de se rendre compte qu'il s'agit d'un jeune *Rhacophorus*, entièrement décoloré mais dont les caractères concordent avec ceux de *tephraeomystax*.

R. hildebrandti E. Ahl n'offre vis à vis des syntypes de Duméril qu'une seule différence: une plus forte granulation dorsale. Or il s'agit manifestement d'un mâle en période de reproduction comme l'indique la grosse pelote nuptiale de la base de son pouce.

R. doulioti Angel serait, selon son auteur, à rapprocher de *R. callichromus* E. Ahl. Or ce dernier en est bien distinct, en effet ses doigts externes sont nettement palmés au $\frac{1}{3}$ alors que chez *doulioti* la palmure digitale est pratiquement inexistante. Par contre la comparaison des types montre l'identité de *doulioti* et *tephraeomystax*.

***Rhacophorus granulosus* Guibé, 1975**

(fig. 148 et 149)

R. granulosus Guibé, 1975, Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris, sér. 3, n° 323, Zool. 230, p. 1083, fig. 3 (Forêt de Moramanga. Holotype M. H. N. P. 1953—150).

Espèce de taille moyenne (35 mm), à pattes postérieures assez longues. Tête aussi longue que large, museau acuminé relativement court, canthus

incurvé, région loréale oblique. Narines à égale distance de l'oeil et de l'extrémité du museau. Espace oeil-narine sensiblement égal à l'espace internarinal ou interorbital. Tympan petit.

Doigts courts et robustes, à larges dilatations, tubercules sous-articulaires en partie doubles. Doigts externes palmés au $\frac{1}{4}$, la palmure nettement granuleuse. Orteils à dilatations un peu plus étroites que celles des doigts. Palmure entière, laissant seulement une phalange libre au 4. Tubercules sous-articulaires simples. Tubercule métatarsien interne petit, saillant, pas de tubercule externe. Articulation tibio-tarsienne atteignant le museau.

Longueur du corps comprenant environ 2 fois $\frac{1}{2}$ celle de la tête, moins de 2 fois celle du tibia.

Téguments entièrement granuleux dessus et dessous.

Gris clair en dessus avec de fines mouchetures noires. Membres barrés transversalement et irrégulièrement de sombre. Face postérieure des cuisses uniformément brune. Gorge blanche nuagée de sombre.

L'espèce n'est connue que par son holotype.

***Rhacophorus peraccae* Boulenger, 1898**

R. peraccae Boulenger, 1898, Ann. Mag. nat. Hist., sér. 6, 18, p. 421 (Ivohimanita. Holotype B. M.).

Espèce de taille assez réduite (33 mm) à tête aussi longue que large, museau arrondi, non saillant, aussi long que le diamètre oculaire, canthus obtus, région loréale concave. Narines à égale distance de l'oeil et de l'extrémité du museau. Espace oeil-narine égal à la paupière supérieure. Tympan net.

Doigts externes à palmure rudimentaire, le 1 plus court que de 2. Dilatations terminales larges, égales au diamètre du tympan. Orteils à dilatations plus étroites que celles des doigts, palmés à demi. Tubercules sous-articulaires petits, tubercules métatarsiens interne et externe présents. Articulation tibio-tarsienne atteignant la narine.

Tête et dos garnis de petites verrues lisses, un repli supratympanique net. Pattes et gorge lisses, abdomen et face postérieure des cuisses granuleux.

Brun pâle en dessus avec des taches insuliformes sombres liserées de clair formant sur la tête une croix dont les branches horizontales sont au niveau des yeux. Pattes régulièrement barrées. En dessous blanc avec quelques taches brunes sur la poitrine et sous la cuisse.

L'espèce n'est connue que par son holotype.

***Rhacophorus idae* (Steindachner, 1867)**

(fig. 150 et 151)

Hyperolius idae Steindachner, 1867, Reise Novara Amph., p. 52, pl. 5, fig. 10 (Madagascar. Holotype W. M.).

Rhacophorus femoralis Boulenger, 1882, Cat. Batr. Sal. Brit. Mus., éd. 2, p. 466 (Est Betsileo. Holotype B. M.). Nom préoccupé par *Ixalus femoralis* Günther, 1864.

Rhacophorus albiventer E. Ahl, 1929, Mitt. Zool. Mus. Berlin, 14, ³/₄, p. 478 (nom substitué pour *R. femoralis* Blgr.).

Rhacophorus catalai Angel, 1934, Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris, sér. 2, 6, n° 3, p. 247 (Environs de Fianarantsoa. Holotype M. H. N. P. 1933—237).

Espèce de taille réduite (35 mm), à tête aussi longue que large, museau arrondi, canthus peu marqué, région loréale concave. Narines à égale distance de l'oeil et de l'extrémité du museau. Espace oeil-narine plus étroit que l'espace interorbital ou internarinal. Tympan petit, peu distinct.

Doigts robustes à larges dilatations, doigts externes palmés au ¹/₃. Orteils à dilatations comme celles des doigts, à palmure étendue, granuleuse, atteignant la base des dilatations au moins du côté externe sauf au 4. Tubercule métatarsien interne présent, pas de tubercule externe. Articulation tibio-tarsienne atteignant l'oeil.

Longueur du corps comprenant plus de 2 fois celle de la tête, au moins 2 fois celle du tibia, supérieure à celle du tibia + fémur.

Téguments lisses en dessus, grossièrement granuleux en dessous, en particulier sous l'abdomen, parfois avec des verrucosités serrées et aplaties.

En dessus brun clair ou grisâtre, plus ou moins ponctué ou nuagé de sombre. Flancs et face antérieure des cuisses brun avec de grosses macules blanches. Dessous blanchâtre, rembruni sur le pourtour de la mandibule, parfois saupoudré de foncé sur la gorge.

L'espèce est connue du domaine de l'Est.

L'examen du type d'*Hyperolius idae* montre qu'il s'agit d'un *Rhacophorus*; il présente en effet des dents vomériennes, son sternum est pourvu d'un style osseux. La figure de Steindachner correspond à la description de la coloration de *R. femoralis* Blgr.

***Rhacophorus williamsi* Guibé, 1974**

(fig. 152 à 155)

R. williamsi Guibé, (1973) 1974, Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris, sér. 3, n° 171, Zool. 116, p. 1178, fig. 6 (Massif de l'Andringitra. Holotype et paratypes M. H. N. P. 1973—1091 et 1973—1092 à 1099).

Espèce de taille moyenne (38 mm), à longues pattes postérieures. Tête un peu plus longue que large, museau obtusément arrondi, courbé de pro-

fil, canthus indistinct, région loréale haute, oblique. Narines à peine plus proches de l'extrémité du museau que de l'oeil. Espace oeil-narine plus étroit que l'espace interorbital ou internarinal. Tympan petit, peu distinct.

Dents vomériennes en deux forts groupes étroitement séparés.

Doigts à larges dilatations, aussi larges que le tympan. Doigt 2 plus court que le 4. Doigts externes palmés au $\frac{1}{3}$. Tubercules sous-articulaires gros, un tubercule sur le bord du doigt 1. Orteils à dilatations plus étroites que celles des doigts, le 5 sensiblement aussi long que le 3. Palmure étendue, échancrée, prolongée en frange sur le bord externe des orteils jusqu'à la base des dilatations. Tubercules sous-articulaires nets, un petit tubercule métatarsien interne. Articulation tibio-tarsienne atteignant au plus la narine.

Longueur du corps comprenant plus de 3 fois celle de la tête, 2 fois celle du tibia, supérieure à celle du tibia + fémur.

Téguments lisses en dessus, fortement granuleux sur la face ventrale.

Sur le dos de larges marbrures brunes tranchant sur un fond clair, ces marbrures sont parfois réduites et forment alors un semi de petites taches noirâtres. Chez les juvéniles les marques sombres sont plus ou moins fondues dans la teinte générale qui devient grisâtre. Dessous du corps ainsi que les flancs et la face postérieure des cuisses blanchâtre. Pas de barres transversales sombres sur les pattes postérieures. Les dilatations des doigts et des orteils sont colorées en rose.

Connue seulement de la localité type.

***Rhacophorus boettgeri* Boulenger, 1882**

(fig. 156 à 158)

Hylambates microtypanum O. Boettger, 1881, Zool. Anz., 4, p. 47 (préoccupé par *Polypedates microtypanum* Günther, 1858).

R. boettgeri Boulenger, 1882, Cat. Batr. Sal. Brit. Mus., éd. 2, p. 467 (Est Betsileo. Syntypes B. M. 1947.2.27.50—51).

R. arboreus E. Ahl, 1928, Zool. Anz., 75, p. 312 (Madagascar. Holotype Z. M. U. 30498).

Espèce de taille moyenne (30 mm ♂, 35 mm ♀), à courtes pattes postérieures. Tête massive, aussi large que longue, museau court, arrondi, canthus incurvé, peu marqué, région loréale haute, oblique. Narines à égale distance de l'oeil et de l'extrémité du museau. Espace oeil-narine nettement plus étroit que l'espace internarinal ou interorbital. Tympan net, petit.

Doigts longs, à petites dilatations, palmés à la base. Orteils longs, à dilatations comme celles des doigts. Palmure granuleuse, n'atteignant pas

la base des dilatations et laissant libre deux phalanges au 4. Tubercule métatarsien interne présent. Articulation tibio-tarsienne atteignant l'oeil.

Longueur du corps comprenant environ 2 fois celle du tibia, supérieure à celle du tibia + fémur.

Téguments lisses en dessus, granuleux en dessous, plus finement sur la gorge que sur l'abdomen.

Brun clair sur le dos avec des macules foncées entourées de clair, membres comme le dos. Un trait clair, issu de l'extrémité du museau, souligne le canthus, le bord de la paupière, le repli supratympanique et se termine à la racine du bras. Lèvre supérieure gris blanc, cette teinte borde le tympan en avant et en arrière. Sur les flancs des taches blanchâtres. Face inférieure des tarses avec une fine ligne claire. Face ventrale d'un blanc sale avec quelques marques foncées sur la gorge.

L'espèce est connue des massifs montagneux (Ankaratra, Andringitra).

R. arboreus E. Ahl est un juvénile de 24 mm qui est tout à fait conforme à *boettgeri*, les macules dorsales sont seulement en plus petit nombre.

***Rhacophorus brygooi* Guibé, 1974**

(fig. 159 à 163)

R. brygooi Guibé, (1973) 1974, Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris, sér. 3, n° 145, Zool. 109, p. 1011, fig. 2 et 3 (Massif de l'Ankaratra. Holotype M. H. N. P. 1972—236).

Espèce de taille moyenne (40 mm), d'aspect général svelte, à grosse tête et courtes pattes postérieures. Tête aussi large que longue, museau arrondi, tronqué de profil, plus long que le diamètre oculaire, canthus arrondi, région loréale oblique. Narines plus proches de l'oeil que de l'extrémité du museau. Espace oeil-narine 2 fois plus étroit que l'espace internarinal ou interorbital. Tympan petit.

Doigts robustes, à dilatations moyennes, tronquées, les externes palmés au $\frac{1}{4}$. Orteils assez longs, à dilatations tronquées, plus étroites que celles des doigts. Palmure étendue, échancrée, granuleuse, atteignant les dilatations aux orteils 2, 3 et 5. Tubercule métatarsien interne présent. Articulation tibio-tarsienne atteignant au plus la narine.

Longueur du corps comprenant environ 3 fois celle de la tête, 2 fois celle du tibia, égale à celle du tibia + fémur.

Téguments lisses en dessus, fortement granuleux sur l'abdomen et la face postérieure des cuisses. Orifice des sacs vocaux du mâle ouverts sur le plancher buccal, une volumineuse pelote nuptiale sur le doigt 1 en période de reproduction.

Teinte générale sombre sur le dos avec des vermiculations grises. Flancs et face postérieure des cuisses brunâtre avec des taches claires arrondies. Face ventrale blanc sale, marbrée de brun sur la gorge et la poitrine.

L'espèce est connue seulement de la région type.

***Rhacophorus albilabris* Boulenger, 1888**

(fig. 164 et 165)

R. albilabris Boulenger, 1888, Ann. Mag. nat. Hist., sér. 6, 1, p. 105, fig. (Est Imerina. Holotype B. M.).

Espèce de grande taille (95 mm). Tête robuste, aussi ou un peu plus large que longue, museau acuminé, arrondi de profil, sa longueur plus de 2 fois dans celle de la tête, canthus droit, net, région loréale concave. Narines un peu plus proches de l'extrémité du museau que de l'oeil. Espace oeil-narine peu différent de l'espace internarinal, plus étroit que l'espace inter-orbital. Tympan petit.

Doigts courts, à larges dilatations, les externes entièrement palmés jusqu'aux dilatations. Paume de la main et palmure nettement granuleuses. Orteils à dilatations comme celles des doigts et à palmure entière, non échancrée, granuleuse ainsi que la sole plantaire. Tubercule métatarsien interne petit. Articulation tibio-tarsienne atteignant le museau.

Longueur du corps comprenant 2 fois $1\frac{1}{2}$ celle de la tête, moins de 2 fois celle du tibia, inférieure à celle du tibia + fémur.

Téguments lisses en dessus, granuleux sur l'abdomen et la face postérieure des cuisses. Chez le mâle en période de reproduction le dos, la gorge et la poitrine sont tapissés de petites épines, la face dorsale du doigt 1 porte une volumineuse pelote nuptiale.

Uniformément violacé sur le dos avec parfois quelques nuages sombres. Flancs marbrés de violet sur fond clair. Une ligne blanche souligne la lèvre supérieure. Dessous blanc jaunâtre, le pourtour de la mandibule étroitement souligné de violacé. Membres indistinctement barrés transversalement. Face postérieure des cuisses plus ou moins uniformément blanchâtre, les 3 orteils internes et les 2 doigts internes blancs.

L'espèce est connue de la forêt orientale.

***Rhacophorus goudoti* (Tschudi, 1838)**

(fig. 166 à 171)

Boophis goudoti Tschudi, 1838 Classif. Batr., p. 77 (Madagascar. Holotype M. H. N. P. 4578).

Rhacophorus goudoti variolosa Steindachner, 1864, Verh. Ges. Wien, 14, p. 253, pl. X, fig. 1 (Madagascar. Syntypes W. M.).

R. obscurus O. Boettger, 1913, in Voeltzkow, Reise O-Afr., 3, p. 275, fig. (Fianarantsoa. Lectotype S. M. F. 6763).

R. flavoguttatus E. Ahl, 1929, Mitt. Zool. Mus. Berlin, 14, p. 479 (Madagascar. Holotype Z. M. U. 30491).

Espèce de grande taille (100 mm) à tête volumineuse, plus longue que large, museau ogival, courbé vers le bas de profil, sa longueur plus de 2 fois $1\frac{1}{2}$ dans celle de la tête. Canthus peu marqué, région loréale oblique. Narines plus proches de l'oeil que de l'extrémité du museau. Espace oeil-narine beaucoup plus étroit que l'espace internarinal ou interorbital. Tympan grand.

Doigts assez courts et robustes, à dilatations moyennes, plus étroites que le tympan. Doigts externes palmés à la moitié. Orteils à dilatations comme celles des doigts. Palmure étendue, atteignant la base de la dilatation, sauf du côté externe des orteils 2, 3 et 4. Tubercule métatarsien interne, présent. Articulation tibio-tarsienne dépassant l'extrémité du museau.

Longueur du corps comprenant un peu plus de 2 fois celle de la tête, 1 fois $1\frac{1}{2}$ celle du tibia, plus courte que celle du tibia + fémur.

Téguments lisses sauf sur l'abdomen et la face postérieure des cuisses. Chez le mâle en période de reproduction le dos est couvert de petites verrues spiniformes, la face dorsale du doigt interne et la phalange basale du doigt 2 portent une pelote nuptiale.

Coloration très variable. Gris ardoise uniforme ou grisâtre avec des vermiculations ou des taches diffuses plus sombres. Parfois brunâtre avec des taches ou des marbrures plus foncées, irrégulières. Membres nettement barrés transversalement, en particulier la face antérieure des cuisses. Dessous blanc sale, plus ou moins nettement pointillé de noir.

R. goudoti variolosa est considéré, avec doute, comme synonyme de l'espèce de Tschudi, il présente en effet des caractères très particuliers: la peau de la tête est intimement adhérente au crâne, il existe de hautes verrucosités sous le métacarpe et le métatarse. On peut de plus se poser la question de l'exactitude de son origine, il est signalé de Madagascar en même temps que *Polypedates quadrilineatus* = *Polypedates leucomystax* Kuhl qui est une espèce typiquement asiatique.

R. obscurus et *R. flavoguttatus* me semblent impossible à séparer de *goudoti*, sinon par des caractères de coloration. Peut-être s'agit-il simplement de variations géographiques, *R. goudoti* (s. l.) offre en effet une très vaste répartition sur l'ensemble de l'île.

***Rhacophorus luteus* Boulenger, 1882**

(fig. 172 à 177)

R. luteus Boulenger, 1882, Cat. Batr. Sal. Brit. Mus., éd. 2, p. 468 (Ankafana, Betsileo. Syntype B. M. 1947.2.9.14).

R. isabellinus O. Boettger, 1913, in Voeltzkow Reise O-Afr., 3, p. 277, pl. 23, fig. 6 (Moramanga. Holotype S. M. F. 6821).

R. luteus longicrus H. W. Parker, 1925, Ann. Mag. nat. Hist., sér. 9, 16, p. 393 (Antsihanaka. Syntypes B. M. 1947.2.9.12—13).

Espèce d'assez grande taille (50 mm), à pattes postérieures longues et grêles. Tête aussi longue que large, museau obtus, canthus peu net. Narines plus proches de l'oeil que de l'extrémité du museau. Espace oeil-narine environ 2 fois dans la largeur de l'espace internarinal, beaucoup plus étroit que l'espace interorbital. Tympan net.

Doigts assez longs, à larges dilatations, plus grandes que le diamètre transversal de l'oeil. Doigts externes palmés à $1\frac{1}{2}$, sole palmaire et palmure granuleuse. Orteils assez longs, à dilatations sensiblement égales à celles des doigts. Palmure étendue rugueuse atteignant la base de la dilatation, sauf à l'orteil 4. Tubercule métatarsien interne présent, petit. Articulation tibio-tarsienne atteignant au moins l'extrémité du museau.

Longueur du corps comprenant 2 fois $1\frac{1}{2}$ celle de la tête, un peu moins de 2 fois celle du tibia, égale ou inférieure à celle du tibia + fémur.

Téguments lisses en dessus, granuleux sur l'abdomen et la face inférieure des cuisses. Un bourrelet peu marqué le long du bord postérieur de l'avant bras et du tarse. Un repli autour de l'orifice cloacal.

Uniformément jaune avec parfois quelques taches blanches sur les flancs. Bourrelets de l'avant bras, du tarse et repli péricloacal blancs.

La variété *longicrus* de Parker est essentiellement caractérisée par un allongement des pattes postérieures, l'articulation tibio-tarsienne dépassant nettement l'extrémité du museau.

R. isabellinus O. Boettger est un juvénile de 25 mm qui présente de légères différences, mais qui, de l'avis même de son auteur, correspond au jeune de *luteus*.

L'espèce n'est pas rare en forêt dans le domaine de l'Est.

***Rhacophorus madagascariensis* Peters, 1874**

(fig. 178 à 180)

R. madagascariensis Peters, 1874, Monatsb. Akad. Berlin, p. 618, pl. 1, fig. 3 (Madagascar. Holotype Z. M. U.).

R. brachychir O. Boettger, 1882, Zool. Anz., 6, p. 480 (Nosy Bé).

R. hertae E. Ahl, 1929, Mitt. Zool. Berlin, 14, p. 480 (Akkoraka. Z. M. U. 31577).

Espèce de grande taille (80 mm). Tête volumineuse, aplatie, aussi large que longue, museau triangulaire, obliquement tronqué en bas et en arrière

de profil, canthus net, région loréale subverticale. Narines sensiblement équidistantes de l'oeil et de l'extrémité du museau. Espace oeil-narine plus étroit que l'espace internarinal ou interorbital. Tympan grand.

Doigts longs, à larges dilatations, les externes largement palmés, la palmure granuleuse n'atteint pas la base des dilatations mais dépasse les tubercules sous-articulaires distaux. Orteils assez longs, à dilatations comme celles des doigts. Palmure faiblement granuleuse, étendue, atteignant la base des dilatations sauf à l'orteil 4. Tubercule métatarsien interne présent. Articulation tibio-tarsienne atteignant au moins l'extrémité du museau.

Longueur du corps comprenant 2 fois $1\frac{1}{2}$ celle de la tête, un peu moins de 2 fois celle du tibia, inférieure à celle du tibia + fémur.

Téguments lisses en dessus, granuleux sur l'abdomen et la face postérieure des cuisses. Un repli cutané le long du bord postérieur de l'avant bras et du tarse. Un éperon cutané plus ou moins développé au talon et au coude, un autre au dessus de l'orifice cloacal. Parfois sur la face inférieure des cuisses on observe une paire de petits tubercules blancs. Chez le mâle en période de reproduction le dos, la gorge et la poitrine sont couverts de petites verrues épineuses et les doigts 1 et 2 portent, du côté dorsal, une pelote nuptiale.

Parfois la teinte dorsale est uniformément rouge brique, éclaircie sur les flancs, ou bien brune foncée nuagée d'orange. Chez le juvénile les côtés de la tête présentent en général deux grandes taches blanches en avant et en arrière de l'oeil.

L'examen du type de *R. hertae* permet de reconnaître qu'il s'agit du jeune de *R. madagascariensis*.

Espèce du domaine de l'Est.

***Rhacophorus rhodoscelis* Boulenger, 1882**

(fig. 181 et 182)

R. rhodoscelis Boulenger, 1882, Cat. Batr. Sal. Brit. Mus., éd. 2, p. 466 (Est Betsileo. Syntypes B. M.).

R. andrangoloaka E. Ahl, 1928, Zool. Anz., 75, p. 311 (Andrangoloaka. Holotype Z. M. U. 30510).

R. brevirostris E. Ahl, 1928, ibid., p. 313 (N-O de Madagascar. Holotype Z. M. U. 30518).

Espèce de taille réduite (35 mm). Tête aussi longue que large, museau court, largement arrondi, canthus peu marqué, région loréale oblique, haute. Narines équidistantes de l'oeil et de l'extrémité du museau. Espace oeil-narine nettement plus étroit que l'espace internarinal ou interorbital. Tympan net.

Doigts robustes, à larges dilatations, les externes palmés à $1\frac{1}{2}$. Sole palmaire et palmure granuleuses. Orteils à dilatations comme celles des doigts. Palmure entière, grossièrement granuleuse, n'atteignant pas la base des dilatations. Tubercule métatarsien interne petit. Articulation tibio-tarsienne atteignant l'oeil.

Longueur du corps comprenant presque 2 fois celle du tibia, plus longue que celle de tibia + fémur.

Téguments lisses en dessus, granuleux sur l'abdomen et la face postérieure des cuisses.

Brun clair ou jaunâtre avec des marbrures plus sombres, une bande brune souligne le canthus et la région tympanique. Clair en dessous, plus ou moins taché de brun sur la gorge et la poitrine. Pattes plus ou moins nettement barrées transversalement de sombre. Aines, faces antérieure des cuisses et postéro-interne des tibias et des tarses, ainsi que les trois orteils internes et la palmure colorés en rouge.

R. andrangoloaka et *brevirostris* ne présentent aucune différence permettant de les séparer de *rhodoscelis*.

L'espèce est connue du domaine de l'Est.

***Rhacophorus hyloides* E. Ahl, 1929**

(fig. 183)

R. hyloides E. Ahl, 1929, Mitt. Zool. Berlin, 1, p. 481 (Madagascar Centre. Holotype Z. M. U. 30495).

Espèce de taille moyenne (40 mm). Tête aussi longue que large, museau arrondi, incliné vers le bas de profil, canthus net, région loréale haute, concave. Narines équidistantes de l'oeil et de l'extrémité du museau. Espace oeil-narine plus étroit que l'espace internarinal ou interorbital.

Doigts à dilatations moyennes, les externes palmés à $1\frac{1}{2}$, sole palmaire et palmure granuleuses. Orteils à dilatations comme celles des doigts, palmure granuleuse, étendue, atteignant la base de la dilatation sur le côté externe des orteils sauf au 4. Tubercule métatarsien interne présent. Articulation tibio-tarsienne atteignant la narine.

Longueur du corps comprenant presque 2 fois celle de la tête, moins de 2 fois celle du tibia, sensiblement égale à celle du tibia + fémur.

Téguments chagrinés ou granuleux sur les côtés du corps, moins nettement sur la tête et le dos. Dessous entièrement granuleux.

Brunâtre avec des dessins ou des taches brun rouge ou brun sombre. Région loréale rembrunie. Pattes barrées transversalement.

Connu seulement de la région type.

***Rhacophorus laurenti* (Guibé, 1947)**

(fig. 184 et 185)

Boophis laurenti Guibé, 1947, Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris, sér. 2, 6, p. 438 (Andringitra. Holotype M. H. N. P. 1924—101).

Rhacophorus andringitraensis Millot et Guibé, 1950, Mém. Inst. Sci. Madagascar, sér. A, 1, p. 205, pl. V, fig. C et D (cirque Boby, massif de l'Andringitra. Syntypes M. H. N. P. 1953—164).

Espèce de taille réduite (♂ 33 mm, ♀ 40 mm), à pattes postérieures grêles. Tête assez massive, aussi longue que large, museau largement arrondi, dépassant à peine la mandibule, canthus indistinct, région loréale subverticale, concave. Narines équidistantes de l'oeil et de l'extrémité du museau. Espace oeil-narine nettement plus étroit que l'espace internarinal ou interorbital. Tympan petit.

Doigts courts et robustes, à dilatations terminales étroites, les externes palmés au $1/2$, sole palmaire et palmure granuleuse. Orteils robustes à dilatations à peine plus étroites que celles des doigts. Palmure granuleuse, atteignant la dilatation sauf au 4. Articulation tibio-tarsienne atteignant au plus la narine.

Longueur du corps comprenant 2 fois au moins celle du tibia, égale ou supérieure à celle du tibia + fémur.

Téguments lisses en dessus, abdomen, cuisses, tarses, mains et pieds fortement granuleux. Chez le mâle en période de reproduction le dos est couvert de petites épines blanchâtres et le métacarpien 1 porte une pelote nuptiale.

Teinte de fond sombre sur le dos et les membres avec des taches ou des vermiculations plus claires. Des taches claires arrondies sur le côté de la tête, les flancs et la face postérieure des cuisses. Gorge et poitrine plus ou moins intensément marqués de clair et sombre. Abdomen très finement pointillé de foncé, les granules clairs. Parfois l'abdomen est uniformément blanchâtre.

L'espèce n'est connue que du massif de l'Andringitra.

***Rhacophorus callichromus* E. Ahl, 1928**

(fig. 188 à 191)

R. callichromus E. Ahl, 1928, Zool. Anz. 75, p. 314 (Nord-ouest de Madagascar. Syntypes Z. M. U. 30508).

R. untersteini E. Ahl, 1928, *ibid.*, p. 317 (Centre de Madagascar. Holotype Z. M. U. 30497).

R. iasciolatus E. Ahl, 1929, Mitt. Zool. Mus. Berlin, 14, p. 478 (Nord-ouest de Madagascar. Syntypes Z. M. U. 30527).

R. kanbergi E. Ahl, 1929, *ibid.*, p. 482 (Nord-ouest de Madagascar. Holotype Z. M. U. 30517).

Espèce de taille moyenne (47 mm). Tête robuste, aussi longue que large, museau arrondi, un peu plus long que le diamètre oculaire, canthus net, incurvé, région loréale haute. Narines plus proches de l'extrémité du museau que de l'oeil. Espace oeil-narine nettement plus étroit que l'espace internarinal ou interorbital.

Doigts robustes, à dilatations assez larges, les externes palmés au $\frac{1}{2}$, sole palmaire et palmure granuleuse. Orteils relativement longs, à dilatations à peine plus étroites que celles des doigts. Palmure étendue, atteignant la base de la dilatation sauf à l'orteil 4. Articulation tibio-tarsienne atteignant la narine.

Longueur du corps comprenant environ 2 fois celle de la tête, moins de 2 fois celle du tibia, plus courte que celle du tibia + fémur.

Téguments lisses en dessus, granuleux sur l'abdomen et la face postérieure des cuisses.

Brunâtre avec des taches sombres, une bande foncée le long du canthus et du repli tympanique. Lèvres blanches avec parfois une tache brune sous-oculaire. Pattes nettement barrées de sombre. Face postérieure des cuisses tachée de clair. Dessous blanchâtre, rembruni sur le menton et le pourtour de la mandibule.

L'examen des types de *untersteini*, *fasciolatus* et *kanbergi* ne permet pas de mettre en évidence des différences caractéristiques avec *callichromus*.

L'espèce est connue des diverses localités type.

***Rhacophorus majori* Boulenger, 1896**

(fig. 186 et 187)

R. majori Boulenger, 1896, Ann. Mag. nat. Hist., sér. 6, 17, p. 402 (Ambohimitombi forest. Syntypes B. M. 96.12.7.9—10).

R. miniatus Mocquard, 1902, Bull. Soc. philom. Paris, sér. 9, 4, p. 19, fig. 1 (Fort Dauphin. Holotype M. H. N. P. 1901—386).

Espèce de petite taille (28 mm), à grosse tête et pattes postérieures grêles. Par son aspect général il rappelle un *Hyperolius*. Tête plus large que longue, museau court, obtus, canthus peu marqué, région loréale haute, verticale. Narines plus proches de l'extrémité du museau que de l'oeil. Espace oeil-narine sensiblement égal à l'espace interorbital ou internarinal. Tympan petit, distinct.

Doigts robustes, à larges dilatations terminales, les externes palmés au $\frac{1}{2}$. Orteils robustes, à dilatations comme celles des doigts. Palmure rugueuse, étendue jusqu'à la base des dilatations sauf au 4. Tubercule

métatarsien interne présent. Articulation tibio-tarsienne atteignant l'extrémité du museau.

Longueur du corps comprenant 2 fois $\frac{1}{2}$ celle de la tête, au moins 1 fois $\frac{1}{2}$ celle du tibia, plus courte que celle du tibia + fémur.

Téguments lisses en dessus, granuleux sur l'abdomen.

Rougeâtre sur le dos avec parfois des taches noires éparses ou une large marque sombre émettant 3 prolongements paires, obliques: les antérieurs dirigés vers l'avant, les autres vers l'arrière. Ces prolongements peuvent faire défaut, la marque dorsale affecte alors la forme d'un sablier. Pattes barrées transversalement de sombre. Dessous blanchâtre, la face inférieure des pattes postérieures teintée de rouge.

Espèce forestière du domaine de l'Est.

Espèces douteuses

Rhacophorus anceps Mocquard, 1902, Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris, sér. 9, p. 420 (Fort Dauphin. Holotype M. H. N. P. 1901—228).

Il s'agit d'un individu de 18 mm de longueur qui, de l'avis même de Mocquard, est très jeune et qu'il est impossible d'attribuer à une espèce connue.

Rhacophorus rappioides E. Ahl, 1928, Zool. Anz., 75, p. 315 (Sahembendrama. Holotype Z. M. U. 30540).

L'exemplaire type, de 25 mm de longueur, est entièrement macéré et décoloré, tout examen en est impossible.

Genre *Trachymantis* Methuen, 1919

Microphryne Methuen et Hewitt, 1913, Ann. Transv. Mus., 4, p. 55 (nom. praec.).
Trachymantis Methuen, 1919, Proc. Zool. Soc., p. 352.

Le genre *Trachymantis* est très proche de *Gephyromantis* avec lequel il est possible qu'il soit synonyme, seule une étude complète des espèces rangées dans ces deux genres pourra trancher la question.

Dans les conditions actuelles les seuls caractères différentiels sont l'absence de dents vomériennes associées à une ceinture scapulaire dont le style osseux de l'omosternum et du sternum n'est ni bifurqué, ni échancré.

Les trois espèces connues sont caractérisées par la nature très fortement verruqueuse de leurs téguments.

Clé des espèces

- 1—(2) Trois tubercules alignés sous le tarse. Tympan égal à la moitié du diamètre oculaire. Articulation tibio-tarsienne dépassant le museau. Coloration ventrale claire *T. malagasias* (Methuen & Hewitt) p. 79

- 2—(1) Pas de tubercules alignés sous le talon.
- 3—(4) Tympan égal à la moitié du diamètre oculaire. Articulation tibio-tarsienne n'atteignant pas l'extrémité du museau. Coloration ventrale sombre avec des taches grises ou blanches. Granulations ventrales non acuminées *T. ventrimaculata* Angel p. 79
- 4—(3) Tympan peu distinct, égal au quart du diamètre oculaire. Articulation tibio-tarsienne dépassant le museau. Granulations ventrales pointues *T. horrida* (O. Boettger) p. 80

***Trachymantis malagasias* (Methuen et Hewitt, 1913)**

Microphryne malagasias Methuen et Hewitt, 1913, Ann. Transv. Mus., 4, p. 55 (Folohy. Holotype T. M.).

Trachymantis malagasias Methuen, 1919, Proc. Zool. Soc. London, p. 352.

Espèce de petite taille (20 mm), à grosse tête aussi large que longue. Museau anguleux à l'extrémité, canthus indistinct, région loréale concave. Narines plus proches de l'extrémité du museau que de l'oeil. Espace interorbital aussi large que l'espace internarinal. Tympan petit, égal au demi diamètre oculaire. Dents vomériennes absentes.

Doigts grêles, sans palmure, élargis en dilatation terminale, celles des doigts 3 et 4 triangulaires, les plus larges. Doigt 1 plus court que le 2. Orteils non palmés, légèrement élargis à l'extrémité. Un tubercule métatarsien interne saillant elliptique, trois tubercules alignés sous le tarse. Métatarsiens externes étroitement unis sur toute leur longueur. Articulation tibio-tarsienne dépassant l'extrémité du museau.

Téguments dorsaux couverts de tubercules saillants de taille variable. A l'angle de la bouche, sur les flancs, les avant-bras et les tibias ces tubercules sont épineux. Abdomen et cuisse granuleux, gorge lisse. A la base des cuisses une grosse formation glandulaire.

Brun rouge en dessus, plus claire en dessous; cuisses barrées de sombre, leur face inférieure et celle des tibias avec de grosses taches claires. Lèvres avec 2 ou 3 bandes sombres de chaque côté.

***Trachymantis ventrimaculata* Angel, 1935**

(fig. 192)

T. malagasias var. *ventrimaculatus* Angel, 1935, Bull. Soc. zool. France, 60, p. 205, (Isaka Ivondro, région de Fort Dauphin. Syntypes M. H. N. P. 1935—172 et 173).

Espèce de petite taille (28 mm), à tête aussi large que longue, très grande, presque aussi longue et plus large que le tronc. Museau anguleux à l'extrémité, plus long que le diamètre oculaire, canthus nettement marqué, souligné par des tubercules, région loréale subverticale, concave.

Narines plus proches de l'extrémité du museau que de l'oeil. Espace inter-orbitaire égal à l'espace internarinal. Tympan peu distinct, égal au demi diamètre oculaire. Dents vomériennes absentes.

Doigts grêles, libres, terminés par de larges dilatations, les plus larges aux doigts 3 et 4. Tubercules sous-articulaires saillants, 3 gros tubercules carpiens. Orteils libres à dilatation terminale étroite. Tubercule métatarsien interne saillant, égal au $\frac{1}{3}$ de la longueur de l'orteil 1, un petit tubercule externe. Pas de tubercules tarsiens. Métatarsiens externes unis sur toute leur longueur. Articulation tibio-tarsienne atteignant un point entre l'oeil et la narine.

Face supérieure fortement et irrégulièrement verruqueuse; abdomen et cuisses granuleux; gorge lisse. Des formations glandulaires fémorales sans véritables pores apparents.

Brunâtre avec des marques plus sombres sur les membres. En dessous brun foncé parsemé de taches grises ou blanchâtres.

***Trachymantis horrida* (O. Boettger, 1880)**

Hemimantis horrida O. Boettger, 1880, Zool. Anz., 3, p. 282 et 1881, Abh. Senckenb. Ges., 12, p. 492, pl. 3 (Nosy Bé. Holotype S. M. F.).

Tête robuste, aussi longue que large. Museau anguleux en vue supérieure, arrondi de profil, incliné vers le bas au delà des narines, canthus marqué, région loréale, verticale, concave. Narines saillantes, plus proches de l'extrémité du museau que de l'oeil. Espace oeil-narine presque égal à l'espace internarinal ou interorbital. Tympan distinct. Langue fortement échancrée en arrière. Dents vomériennes absentes.

Doigts longs et grêles, à petites dilatations terminales aux doigts 1 et 2, plus larges et tronquées aux 3 et 4. Tubercules sous-articulaires nets, un tubercule saillant, arrondi à la base du pouce. Pas trace de palmure. Orteils longs et grêles, le 5 un peu plus court que le 3. Dilatations terminales très étroites, à peine indiquées. Tubercules sous-articulaires nets. Tubercules métatarsiens interne et externe présents. Palmure rudimentaire. Métatarsiens externes unis sur toute leur longueur. Articulation tibio-tarsienne atteignant la narine ou dépassant le museau.

Longueur du corps comprenant 2 fois $\frac{2}{3}$ celle de la tête, un peu moins de 2 fois celle du tibia, égale à celle du tibia + fémur.

Téguments chagrinés avec des granulations verruqueuses de taille variable sur le dos et les membres. Flancs et abdomen plus ou moins finement et régulièrement granuleux, les premiers avec des verrues spiniformes. Chez le mâle une paire de grosses glandes fémorales saillantes, cratériformes et, sur la face externe du tibia, une autre formation glandu-

laire oblongue, saillante, criblée de pores, occupant les $\frac{2}{3}$ supérieurs de la jambe. Sur le plancher buccal s'ouvrent de chaque côté de la langue des sacs vocaux.

Gris noirâtre sur le dos, avec des taches irrégulières ou de larges bandes transversales plus sombres. Pattes jaunes avec des barres transversales ou des taches noires intéressant l'ensemble du membre jusqu'à l'extrémité des doigts et des orteils. En dessous grisâtre plus ou moins rembruni sur le poitrine.

L'espèce a été retrouvée dans le massif du Marojezy.

Genre *Mantella* Boulenger, 1882

Mantella Boulenger, 1882, Cat. Batr. Sal. Brit. Mus., éd. 2, p. 141.

Le statut systématique de *Mantella* a fait l'objet de modifications diverses. Le genre a été créé en 1882 par Boulenger en vue d'isoler certaines espèces de Batraciens malgaches jusqu'alors incluses dans le genre sud-américain *Dendrobates*. Par la suite Noble et plus récemment Silverstone (1970) ont récusé les relations du genre avec les Dendrobatidés pour les incorporer dans les Ranidés. En 1926 Noble et Parker considèrent *Mantella* comme un dérivé, dépourvu de dents vomériennes et maxillaires de *Mantidactylus* et, plus tard (1931), Noble le range à côté d'*Hemimantis* (= *Trachymantis*) dans la famille des Polypédattidés (= Rhacophoridés). A la suite de son étude ostéologique des Rhacophoridés africains Laurent (1943) en élimine *Mantella* et crée en 1946 une sous-famille des Ranidés: les Mantellinés incluant les genres *Mantella*, *Mantidactylus*, *Gephyromantis* et *Trachymantis*.

Je considère *Mantella* comme faisant partie de la famille des Rhacophoridés telle que la conçoivent les auteurs actuels ainsi qu'il a été exposé précédemment.

Colonne vertébrale procoele. Vertèbres à corps nettement plus large que long, diapophyses longues et grêles, celles de la vertèbre sacrée courtes, à peine élargies.

Crâne à peine plus long que large. Fronto-pariétaux contigus, allongés, à bords latéraux rectilignes, à bord antérieur convexe. Ethmoïde grand, envahissant la capsule olfactive. Nasaux séparés largement l'un de l'autre, en lame pourvue d'un processus postéro-externe. Prootique court et large. Prémaxillaires et maxillaires dépourvus de dents, le maxillaire supérieur sans apophyse palatine. Vomer entourant la choane, sans apophyse odontophore. Palatins assez réduits, n'atteignant ni le maxillaire, ni la ligne médiane. Parasphénoïde court et étroit, n'atteignant pas le

niveau des palatins. Squamosal à processus zygomatique très court, à apophyse postérieure longue étroite, incurvée (fig. 195 et 196).

Ceinture scapulaire à style omosternal ossifié, long, largement bifurqué à la base; style ossifié du sternum court, échancré (fig. 197). Hyoïde en plaque plus longue que large. Sinus hyoglossal peu profond. Processus alaire et postéro-latéral bien développés (fig. 193 et 194). Hyale à processus antérieur élargi en lame perforée.

Cartilage intercalaire aux doigts et aux orteils. Carpe à 6 os, tarse à 3 os. Un gros sésamoïde sur le côté fibulaire de la face palmaire. Phalanges terminales élargies en T.

Pupille horizontale. Doigts et orteils libres, leurs extrémités à peine dilatés. Métatarsiens externes unis sur toute leur longueur.

Les espèces du genre sont remarquables par leur grande uniformité morphologique. Il s'agit de petits batraciens à tête aussi longue que large, à museau acuminé en vue supérieure et de profil, à canthus nettement marqué, à région loréale haute et verticale. Le tympan est distinct. La main et le pied sans trace de palmure. Il existe un tubercule métatarsien interne et externe. Les téguments sont chagrinés.

Par contre la coloration est caractéristique pour chaque espèce et c'est elle qui joue le rôle le plus important dans leur discrimination (Werner, 1901, Mocquard, 1909, Guibé, 1964).

Clé des espèces

- 1—(2) Coloration uniformément rouge orange *M. aurantiaca* Mocquard p. 82
- 2—(1) Coloration différente.
- 3—(4) Teinte dorsale claire, nettement délimitée de celle des flancs qui est plus sombre (fig. 198) *M. betsileo* (Grandidier) p. 83
- 4—(3) Teinte dorsale noirâtre avec des taches à la racine des membres, pouvant envahir plus ou moins la région dorsale (fig. 199 à 203).
- 5—(6) Tubercule métatarsien interne petit *M. cowani* (Boulenger) p. 83
- 6—(5) Tubercule métatarsien interne grand *M. pulchra* Parker p. 84

***Mantella aurantiaca* Mocquard, 1901**

M. aurantiaca Mocquard, 1901, Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris, sér. 2, 7, p. 348 (Madagascar. Syntypes M. H. N. P. 1899—412 et 413).

Espèce caractérisée par sa coloration rouge orangée uniforme. Elle n'est connue jusqu'alors que de la forêt de Périnet.

Arnoult (1966) en a étudié l'écologie et décrit le développement à la suite d'élevages.

***Mantella betsileo* (Grandidier, 1872)**

(fig. 194 et 198)

Dendrobates betsileo Grandidier, 1872, Ann. Sci. nat. Zool., sér. 5, 15, art. 20, p. 11 (Pays betsileo. Syntype M. H. N. P. 1895—278 et 279).

Dendrobates ebenau O. Boettger, 1881, Zool. Anz., p. 281 et 1881, Rept. Amph. Madagascar, III Nachtrag, p. 87, pl. 5, fig. 20 (Nosy Bé. Lectotype S. M. F.).

Mantella attemsi Werner, 1901, Verhandl. k. k. Gesell. Wien, 51, p. 627 (Nosy Bé. Syntypes W. M.).

Articulation tibio-tarsienne atteignant l'oeil ou au delà. Un repli tégumentaire dorso-latéral étendu de l'oeil à l'extrémité postérieure, parfois une ébauche de repli médio-dorsal.

La région dorsale est de teinte claire, variable: jaune olivâtre ou gris argenté, plus ou moins rougeâtre, parfois rembrunie en arrière. Cette teinte est toujours nettement délimitée par les replis dorso-latéraux de la coloration noirâtre des flancs et du reste du corps. Sur la lèvre supérieure une barre blanche qui se prolonge jusqu'à la racine du bras, une bande blanche souligne la lèvre inférieure et le milieu de la gorge. Abdomen avec des taches claires ainsi que la face inférieure des pattes postérieures.

Les principales variations portent sur le développement plus ou moins net des marques blanches de la gorge et l'intensité des taches abdominales.

Espèce de la région forestière du domaine de l'Est.

***Mantella cowani* Boulenger, 1882**

(fig. 193, 195 à 197, 199 à 203 et 205 à 209)

M. cowani Boulenger, 1882, Cat. Batr. Sal. Brit. Mus., éd. 2, p. 471 (Est Betsileo. Syntypes B. M.).

M. baroni Boulenger, 1888, Ann. Mag. Nat. Hist., sér. 6, p. 106, pl. 6, fig. 2 (Madagascar. Holotype B. M.).

Phrynomantis maculatus Thominot, 1889, Bull. Soc. philom. Paris, sér. 8, 1, p. 21 (Ile de la Réunion. Syntypes M. H. N. P. 6807 et 6807 A, B et C).

Articulation tibio-tarsienne atteignant le tympan ou l'oeil.

Typiquement noirâtre avec de grosses taches claires arrondies à la racine des membres, l'ensemble délimite ainsi une sorte de grande croix noire sur le dos. Région canthale et rebord palpébral soulignés de blanc. Face inférieure du corps noir taché de clair. Tibias et tarse, ainsi que le pied, jaunes avec des taches ou des barres noires irrégulières. La teinte jaune peut envahir parfois une partie plus ou moins importante de la cuisse.

M. cowani offre une importante variabilité de la coloration due en particulier à une extension des taches axillaires et inguinales claires qui en-

vahissent progressivement l'ensemble de la face dorsale. Cet envahissement intéresse d'abord les taches axillaires puis les taches inguinales pour aboutir à des individus à dos presque entièrement clair, cette teinte pouvant gagner les flancs et même les membres. Parfois, au contraire, les taches claires de la racine des membres se réduisent considérablement et finissent par disparaître, le corps et les pattes sont alors uniformément noirs. De tels individus mélaniques se rencontrent en particulier dans le massif du Marojezy, ils correspondent à une sous-espèce: *M. cowani nigricans* n. subsp.

***Mantella pulchra* Parker, 1925**

(fig. 204)

M. pulchra Parker, 1925, Ann. Mag. Nat. Hist., sér. 9, 16, p. 390 (Antsihanaka. Holotype B. M.).

M. loppei J. Roux, 1935, Bull. Soc. zool. France, 61, p. 441 (Moroulambo, province de Vatomandry, est de Madagascar. Holotype Musée de Bâle; paratypes Musée de la Rochelle et M. H. N. P. 1935—416).

L'espèce est très proche de *M. cowani* dont elle diffère essentiellement par le grand développement de son tubercule métatarsien interne.

Espèce douteuse

Dendrobates madagascariensis Grandidier, 1872, Ann. Sci. nat. Zool., sér. 15, art. 20, p. 6 (Madagascar. Syntypes M. H. N. P. 1895—276 et 277).

Le très mauvais état de conservation des syntypes et la brièveté de la description ne permettent aucune étude précise de cette espèce.

Genre ***Heterixalus* Laurent, 1944**

Eucnemis (part.) Tschudi, 1838, Classif. Batr., p. 35.

Hyperolius (part.) Günther, 1858, Cat. Batr. Sal. Brit. Mus., p. 85.

Rappia (part.) Boulenger, 1882, Cat. Batr. Sal. Brit. Mus., éd. 2, p. 119.

Megalixalus Günther, 1868, Proc. Zool. Soc. London, p. 485.

Heterixalus Laurent, 1944, Rev. Zool. Bot. Afr., 38, p. 111, figs.

Vertèbres modérément allongées. Diapophyses sacrées légèrement dilatées, les autres modérées, non ou à peine inclinées vers l'avant.

Sphénethmoïde pair, n'envahissant pas la capsule olfactive. Fronto-pariétaux assez longs, à bords latéraux parallèles ou faiblement convergents. Nasaux modérément écartés des fronto-pariétaux. Quadrato-jugal mince. Vomer sans dents, entourant les choanes antéro-mésalement, prolongé en avant de celles-ci et dilaté en plaque plus longue que large. Palatins non incurvés dans leur portion médiane, légèrement élargis aux extrémités. Prémaxillaires à plaque palatale dépourvue d'échancrure.

Omosternum bifurqué, massif, la branche impaire un peu plus longue que les autres. Métasternum cartilagineux ou faiblement ossifié, plus ou moins élargi distalement.

Pupille verticale. Langue arrondie ou cordiforme, libre. Doigts et orteils élargis en dilatations terminales, réunis plus ou moins par une palmure. Métatarsiens externes étroitement unis.

Clé des espèces

- 1—(8) Pas de bandes claires latéro-dorsales.
- 2—(3) Tympan net, très proche de l'oeil. Face inférieure des cuisses granuleuse. Coloration dorsale uniforme, sans trace de bandes latéro-dorsales
H. mocquardi (O. Boettger) p. 85
- 3—(2) Tympan indistinct, caché sous la peau.
- 4—(7) Face inférieure des cuisses plus ou moins granuleuse.
- 5—(6) Teinte dorsale grise, plus ou moins finement et densément tachetée de brun. Un trait sombre souligne le canthus *H. madagascariensis* (D. et B.) p. 85
- 6—(5) Teinte dorsale, à l'exception des bras et des cuisses, sombre, criblée de taches claires, arrondies, de taille variable, cerclées de noir
H. alboguttatus (Blgr.) p. 86
- 7—(4) Face inférieure des cuisses lisse. Coloration variable
H. tricolor (O. Boettger) p. 86
- 8—(1) Une bande dorso-latérale claire, plus ou moins bordée de sombre, sur fond brunâtre ou olivâtre *H. renifer* (O. Boettger) p. 87

***Heterixalus mocquardi* (O. Boettger, 1913)**

Megalixalus mocquardi O. Boettger, 1913, in Voeltzkow, Reise O. Afr., 3, p. 280, fig. 9 (Fort Dauphin. Holotype S. M. F.).

Espace interorbitaire nettement plus large que la paupière supérieure. Tympan net, égal au 1/3 de l'oeil dont il est très rapproché.

Doigts palmés au 1/3, orteils palmés aux 3/4. Articulation tibio-tarsienne atteignant l'oeil.

Téguments lisses en dessus; granuleux sur l'abdomen et la face postérieure des cuisses.

Noirâtre uniforme en dessus. En dessous le bras, la cuisse, la main et la partie interne des orteils blanchâtre. Selon Boettger la coloration noirâtre pourrait être la conséquence de la conservation en solution formolée.

***Heterixalus madagascariensis* (Dum. et Bib., 1841)**

Eucnemis madagascariensis Duméril et Bibron, 1841, Erp. Gén., 8, p. 528 (Madagascar. Syntypes M. H. N. P. 4596).

Eucnemis antanosi Grandidier, 1872, Ann. Sci. Nat., sér. 5, 15, art. 20 (Sala-varatse. Holotype M. H. N. P. 1895—275).

Espèce trapue, à grosse tête aussi longue que large. Museau arrondi ou obtusément pointu, acuminé de profil, aussi long que le diamètre oculaire, canthus arrondi. Narines plus proches de l'extrémité du museau que de l'oeil. Espace internarinal plus étroit que l'espace interorbital. Tympan distinct.

Doigts palmés $1/3$, à larges dilatations terminales. Orteils palmés aux $3/4$, à dilatations comme celles des doigts. Articulation tibio-tarsienne atteignant l'oeil.

Téguments dorsaux lisses, abdomen et face postérieure des cuisses granuleuses. Mâle avec un disque gulaire.

Grisâtre plus ou moins finement et densément tacheté de brun. Canthus souligné d'un trait noir. Dessus des cuisses blanchâtre avec ou sans petites taches brunes. En dessous blanc jaunâtre uniforme.

***Heterixalus alboguttatus* (Boulenger, 1882)**

Megalixalus madagascariensis var. *alboguttatus* Boulenger, 1882, Cat. Batr. Sal. Brit. Mus., éd. 2, p. 129 (S-E Betsileo. Syntypes B. M.).

Diffère de *madagascariensis* par sa coloration caractérisée sur la face dorsale, à l'exception des bras et des cuisses, par une teinte sombre, uniformément criblée de taches claires cerclées de noir.

***Heterixalus tricolor* (O. Boettger, 1881)**

Megalixalus tricolor O. Boettger, 1881, Zool. Anz., 4, p. 550 (Nosy Bé. Lectotype S. M. F.).

Megalixalus boettgeri Mocquard, 1902, Bull. Soc. philom. Paris, sér. 9, 4, p. 21, pl. 2 (Isaka. Syntypes M. H. N. P. 1901—205 et 206).

Museau acuminé. Tympan caché sous la peau.

Doigts palmés au $1/3$, orteils aux $3/4$. De petites dilatations terminales aux doigts et aux orteils. Articulation tibio-tarsienne atteignant l'oeil.

Dos, gorge, face inférieure des cuisses lisses et abdomen granuleux.

Coloration très variable. Uniformément blanchâtre, argentée avec une barre sombre soulignant le canthus, le rebord palpébral et se prolongeant par quelques taches sur la région tympanique. Parfois des taches noires sur le dos, isolées ou réunies pour former deux bandes irrégulières prenant naissance à partir de l'oeil. Dans quelques cas une bande sombre longitudinale sur le tibia. Le dos peut être rembruni de teinte olivâtre ou brunâtre.

***Heterixalus renifer* (O. Boettger, 1881)**

Hyperolius renifer O. Boettger, 1881, Zool. Anz., 4, p. 46 (Imerina. Centre Madagascar).

Megalixalus boettgeri var. *luteostriata* G. Anderson, 1910, Ark. Zool., 7, 7, p. 13 (Andranolava. Syntypes Musée de Stockholm).

Tête grosse, aussi large que longue. Museau arrondi, tronqué de profil, aussi long que le diamètre oculaire, canthus marqué, incurvé, région loréale verticale. Narines plus proches de l'extrémité du museau que de l'oeil. Espace internarinal plus étroit que l'espace interorbital. Tympan distinct.

Doigts palmés au 1/3, orteils aux 3/4. Dilatations terminales larges. Articulation tibio-tarsienne atteignant l'oeil.

Téguments lisses ou finement chagrinés en dessus, granuleux en dessous. Mâle avec un disque gulaire.

Brunâtre ou olivâtre en dessus, à l'exception des cuisses et des bras. Une bande latéro-dorsale blanche, bordée de sombre s'étend de l'extrémité du museau jusqu'à la partie postérieure du corps. Souvent une bande sombre longitudinale sur le tibia. Face inférieure, cuisses et bras plus ou moins jaunâtres. La bande blanche latéro-dorsale serait jaune d'or sur le vivant.

Espèces douteuses

Eucnemis betsileo Grandidier, 1872, Ann. Sci. nat., sér. 5, 15, art. 20 (Betsileo. Syntypes M. H. N. P. 1895—267).

Etant donné la brièveté de la description et l'état défectueux des syntypes, je considère cette espèce comme douteuse, tout examen en est impossible. Dès 1882 Boulenger soulignait qu'en l'absence de toute connaissance possible de la forme de la pupille *E. betsileo* pouvait être aussi bien attribué au genre *Megalixalus* qu'*Hyperolius*, aussi mettait-il l'espèce en doute.

Megalixalus variabilis E. Ahl, 1930, Mitt. Zool. Mus. Berlin, 16, p. 526 (Nosy Faly. Type perdu).

Genre ***Hyperolius*** Rapp, 1842

Eucnemis (part.) Tschudi, 1838, Classif. Batr., p. 25.

Hyperolius Rapp, 1842, Arch. Naturg., 81, p. 289.

Colonne vertébrale à diapophyses sacrées faiblement dilatées. Nasaux plus ou moins triangulaires, avec parfois un processus ventro-postérieur. Fronto-pariétaux rectangulaires, contigus. Palatins parfois élargis mésalement. Vomers sans apophyses odontophores. Omosternum ossifié, largement bifurqué à sa base. Sternum cartilagineux.

Pupille horizontale. Langue cordiforme, libre en arrière. Dents vomériennes absentes, dents maxillaires présentes. Phalanges intercalaires pré-

sentes. Doigts externes plus ou moins palmés. Orteils palmés. Dilatations terminales aux doigts et aux orteils. Phalanges terminales obtuses. Un disque gulaire chez le mâle.

Pour des raisons identiques à celles que nous avons exposées pour *Heterixalus*, la systématique du genre *Hyperolius* est des plus difficiles; la clé ci-dessous est donc donnée sous toutes réserves.

Clé des espèces malgaches

- 1—(4) Téguments dorsaux plus ou moins granuleux.
- 2—(3) Brun rougeâtre sur le dos avec des taches argentées allongées, disposées en trois séries longitudinales. Narines à égale distance de l'oeil et de l'extrémité du museau *H. nossibeensis* E. Ahl p. 88
- 3—(2) Olivâtre avec une tache dorsale sombre de forme quadrangulaire unie, par ses angles antérieurs, à une barre sombre interoculaire. Narines plus proches de l'extrémité du museau que de l'oeil *H. pauliani* Guibé p. 89
- 4—(1) Téguments entièrement lisses sur le dos.
- 5—(8) Doigts à petites dilatations terminales, les externes palmés au $\frac{1}{3}$.
- 6—(7) Teinte dorsale olivâtre avec cinq bandes longitudinales blanches liserées de noir *H. rutenbergi* Steindachner p. 89
- 7—(6) Teinte foncée avec une série de petites taches claires issues du museau, alignées le long du bord latéral de la tête et du dos
H. friedrichsi E. Ahl p. 90
- 8—(5) Doigts à larges dilatations terminales.
- 9—(10) Métatarsiens externes séparés par la palmure. Articulation tibio-tarsienne atteignant l'extrémité du museau. Doigts et orteils rouges
H. erythrodactylus Guibé p. 90
- 10—(9) Métatarsiens externes étroitement unis. Articulation tibio-tarsienne atteignant le bord antérieur de l'oeil. Doigts et orteils non teintés en rouge
H. arnoulti Guibé p. 91

***Hyperolius nossibeensis* E. Ahl, 1930**

H. nossibeensis E. Ahl, 1930, Zool. Anz., 90, p. 66 (Nosy Bé. Syntypes Z. M. U.).

Tête assez grosse, plus large que longue, museau arrondi, égal ou plus long que le diamètre transversal de l'oeil, canthus arrondi, région loréale peu concave. Narines à égale distance de l'oeil et de l'extrémité du museau. Espace internarinal plus étroit que l'espace interorbital. Tympan net.

Doigts à larges dilatations terminales, les externes palmés au $\frac{1}{3}$. Orteils presque entièrement palmés, une seule phalange libre au 4. Articulation tibio-tarsienne atteignant au moins l'oeil.

Téguments finement granuleux en dessus et en dessous. Des verrucosités à l'angle buccal. Un disque gulaire chez le mâle.

Brun rouge avec des taches allongées blanc-argent disposées en trois séries longitudinales, plus ou moins interrompues, l'une médiane, les autres latéro-dorsales. Des taches blanches entre ces séries et sur les côtés de la tête, du tronc, de la jambe et du pied. Cuisses et côté interne du pied rougeâtre. En dessous jaune, marbré de gris et blanc sur la gorge.

***Hyperolius pauliani* Guibé, 1953**

H. pauliani Guibé, 1953, Le Naturaliste malgache, 5, p. 101 (Forêt de Moramanga et de Perinet. Syntypes M. H. N. P. 1953—169 et 170).

Aspect général trapu, tête aussi longue que large, museau obtus aussi long que le diamètre transversal de l'oeil, canthus distinct. Narines plus proches de l'extrémité du museau que de l'oeil. Espace oeil-narine égal à l'espace internarinal, plus étroit que l'espace interorbital. Tympan distinct.

Doigts à larges dilatations terminales, palmés au 1/3. Orteils palmés aux 3/4. Articulation tibio-tarsienne atteignant le museau chez le mâle, l'oeil chez la femelle.

Téguments dorsaux fortement granuleux chez le mâle en période de reproduction, chaque granule est surmonté d'une petite épine incolore; granuleux en dessous avec une série de granules alignés sur le bord externe du tarse et du pied. Chez la femelle les téguments sont beaucoup moins fortement granuleux.

Brun olivâtre avec une tache dorsale interscapulaire sombre, de forme quadrangulaire, les angles antérieurs se rattachant à une barre interoculaire. Une barre sombre transversale sur la région sacrée. Les granules sont clairs, quelques macules blanches sur les flancs. Membres plus clairs et barrés transversalement de sombre. Face ventrale et postérieure des cuisses roses.

***Hyperolius rutenbergi* O. Boettger, 1881**

H. rutenbergi O. Boettger, 1881, Zool. Anz., 4, p. 47 (Imerina. Holotype Musée de Brème).

Aspect élancé, tête courte, aussi longue que large, museau arrondi en vue supérieure et de profil, plus court que le diamètre transversal de l'oeil, canthus arrondi, région loréale haute, subverticale. Narines sensiblement à égale distance de l'oeil et de l'extrémité du museau. Espace oeil-narine égal à l'espace internarinal, plus étroit que l'espace interorbital. Tympan caché.

Doigts courts à dilatations terminales étroites, palmés au 1/3, la palmure et la sole palmaire sont granuleuses. Orteils à dilatations plus étroites

que celles des doigts, palmés aux $3/4$. Palmure et sole plantaire granuleuses. Articulation tibio-tarsienne atteignant au plus l'oeil.

Longueur du corps comprenant 2 fois $2/3$ celle de la tête, 2 fois celle du tibia, 1 fois $1/2$ celle du tibia + fémur.

Téguments dorsaux lisses, abdomen granuleux, face inférieure des cuisses lisse. Pas de granules saillants à l'angle buccal.

Gris ou olivâtre plus ou moins clair, parfois des reflets argentés, cinq bandes longitudinales blanches, liserées de noir sur le dos. Sur la face externe du tibia deux barres argentées, parallèles et une autre sur le côté externe du tarse et le long de l'orteil 5. En dessous clair, légèrement rembruni sur le menton qui présente un chevron blanc-argent plus ou moins net.

***Hyperolius erythrodactylus* Guibé, 1953**

H. erythrodactylus Guibé, 1953, Le Naturaliste malgache, 5, p. 102 (Forêt de Mahajebby, près de Morafenobé, ouest de Madagascar. Syntypes M. H. N. P. 1953—171).

Aspect svelte, tête beaucoup plus large que longue, aplatie, museau aussi long que le diamètre transversal de l'oeil, canthus peu marqué, région loréale oblique. Narines plus proches de l'extrémité du museau que de l'oeil. Espace oeil-narine plus étroit que l'espace interorbital ou internarinal. Tympan indistinct.

Doigts à larges dilatations terminales, palmés à $1/2$. Orteils presque entièrement palmés, à dilatations plus étroites que celles des doigts. Articulation tibio-tarsienne atteignant l'extrémité du museau. Métatarsiens externes séparés par la palmure.

Téguments entièrement lisses en dessus, granuleux sur l'abdomen et la face inférieure des cuisses.

Jaune orange avec un très fin pointillé rouge en dessus, les paupières assombries par une pigmentation noire et une ébauche de barre sombre entre les yeux marquée par des mélanophores épars. Extrémité des doigts externes et des orteils externes rouge intense. Le reste de la face inférieure blanche.

***Hyperolius friedrichsi* E. Ahl, 1930**

H. friedrichsi E. Ahl, 1930, Zool. Anz., 90, p. 27 (Madagascar: Tananarive. Z. M. U. 30637).

Tête grosse, un peu plus large que longue, museau subacuminé, arrondi de profil, aussi long que le diamètre transversal de l'oeil, canthus marqué, région loréale verticale, concave. Narines plus proches de l'extrémité du

museau que de l'oeil. Espace internarinal de moitié plus étroit que l'espace interorbital. Tympan caché.

Doigts longs, à petites dilatations terminales, palmés à 1/2. Orteils à dilatations comme celles des doigts, palmés aux 3/4. Articulation tibio-tarsienne atteignant presque l'extrémité du museau. Métatarsiens externes séparés par la palmure.

Téguments dorsaux et gorge lisses, abdomen et face inférieure des cuisses granuleux.

Gris noirâtre en dessus et sur les côtés, une bande formée de petites taches blanches s'étend depuis le museau jusqu'au voisinage de l'anus. Une autre depuis le bord inférieur de l'oeil jusqu'à la région moyenne des flancs. Des taches claires sur les tibias. Dessous du corps blanc.

***Hyperolius arnoulti* Guibé, 1975**

H. arnoulti Guibé, 1975, Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris, sér. 3, n° 323, Zool. 230, p. 1085 (Manompana, côte est, en face de l'île Ste Marie. Holotype M. H. N. P. 1975—14).

Tête à peine plus large que longue, museau anguleux, nettement plus long que le diamètre transversal de l'oeil, canthus arrondi. Narines nettement plus proches de l'extrémité du museau que de l'oeil. Espace oeil-narine égal à l'espace internarinal, un peu plus étroit que l'espace interorbital. Tympan indistinct.

Doigts externes palmés au 1/3. Doigts courts à larges dilatations terminales, le 3 sensiblement aussi long que le museau. Orteils robustes, à dilatations égales à celles des doigts, le 3 égal au 5. Palmure étendue, atteignant la dilatation à tous les orteils du côté externe, sauf au 4 dont, au plus, une phalange reste libre. Métatarsiens externes étroitement unis. Tubercule métatarsien interne à peine distinct, pas de tubercule externe. Articulation tibio-tarsienne atteignant le bord antérieur de l'oeil.

Longueur du corps comprenant 2 fois 3/4 celle de la tête, 2 fois celle du tibia, égale à celle du tibia + fémur.

Téguments entièrement lisses en dessus, fortement granuleux sur l'abdomen et la face inférieure des cuisses. Un amas de tubercules saillants à l'angle buccal. Un disque vocal sous la gorge du mâle.

Dessus du corps criblé d'un fin pointillé de mélanophores, ceux-ci forment deux bandes le long du canthus et sur la région loréale. Dessous du corps entièrement et uniformément jaunâtre.

Famille des Microhylidae

Clé des genres malgaches

- I. — Clavicule et procoracoïde présents, étendus de la scapula à la ligne médiane (fig. 210).
- 1—(6) Dents maxillaires présentes.
- 2—(5) Dents vomériennes présentes.
- 3—(4) Omosternum pourvu d'un style osseux (fig. 210) *Discophus* p. 92
- 4—(3) Omosternum cartilagineux (fig. 219) *Mantipus* p. 96
- 5—(2) Dents vomériennes absentes. Omosternum cartilagineux (fig. 232)
Anodonthyla p. 102
- 6—(1) Dents maxillaires absentes.
- 7—(10) Vomer non divisé pourvu d'un processus postérieur. Doigts et orteils normalement développés.
- 8—(9) Doigts sans dilatations terminales (fig. 259) *Pseudohemisus* p. 105
- 9—(8) Doigts largement dilatés à l'extrémité (fig. 272) *Scaphiophryne* p. 110
- 10—(7) Vomer divisé, la portion post-choanale fusionnée avec le palatin
Stumpffia p. 111
- II. — Clavicule et procoracoïde présents, la première rudimentaire, n'atteignant pas la scapula et restreinte à la portion mésale du procoracoïde (fig. 299 à 301). Dents vomériennes et maxillaires présentes *Platypelis* p. 115
- III. — Procoracoïde présent, clavicule absente (fig. 319).
- 1—(2) Dents maxillaires présentes *Plethodontohyla* p. 122
- 2—(1) Dents maxillaires absentes *Rhombophryne* p. 128
- IV. — Procoracoïde réduit, restreint à la portion mésale du coracoïde, n'atteignant pas la scapula (fig. 342).
- 1—(2) Dents vomériennes présentes *Cophyla* p. 129
- 2—(1) Dents vomériennes absentes *Paracophyla* p. 130
- V. — Clavicule et procoracoïde absents. Pas de dents vomériennes.
- 1—(2) Orteils sans trace de palmure *Madecassophryne* p. 131
- 2—(1) Orteils entièrement palmés *Microphyla* p. 132

Genre *Discophus* Grandidier, 1872

Discophus Grandidier, 1872, Ann. Sci. nat. Zool., sér. 6, art. 5, 15, p. 10.

Kaloula (non Gray), Grandidier, 1875, ibid., sér. 6, art. 6.

Phrynocara (part.) O. Boettger, 1913, in Voeltzkow, Reise O-Afr., III, p. 293.

Dents maxillaires présentes. Vomer large, entourant la choane, recouvrant le palatin auquel il est soudé et portant une longue série de dents vomériennes (fig. 210 et 211). Clavicule et procoracoïde présents, ce dernier en contact avec le coracoïde dans sa portion moyenne. Omosternum avec

un court style osseux. Colonne vertébrale diplasiocoele. Phalanges terminales simples.

Pupilles horizontales ¹⁾. Langue large, ovale, entière. Un repli denticulé plus ou moins net en travers du palais. Doigts libres, orteils palmés.

Clé des espèces

- 1—(4) Tubercule métatarsien interne plus court que la distance qui le sépare de l'extrémité de l'orteil interne, sans bord libre tranchant (fig. 212). Grande taille (95 à 100 mm).
- 2—(3) Coloration uniformément rougeâtre, sans trace de dessin dorsal
D. antongili Grandidier p. 93
- 2—(3) Coloration grisâtre avec un dessin dorsal *D. guineti* Grandidier p. 94
- 4—(1) Tubercule métatarsien interne plus long que la distance qui le sépare de l'extrémité de l'orteil interne, son bord libre tranchant (fig. 213). Petite taille (40 à 50 mm) *D. insularis* Grandidier p. 94

Discophus antongili Grandidier, 1877

(fig. 210 à 212)

D. insularis var. *antongili* Grandidier, 1877, Bull. Soc. philom. Paris, sér. 7, 1, p. 41 (Baie d'Antongil. Holotype M. H. N. P. 1883—2).

D. insularis var. *pallidus* Grandidier, 1877, *ibid.*, p. 42 (Andevoranto. Holotype M. H. N. P. 1895—293).

D. sanguineus O. Boettger, 1880, Zool. Anz., p. 567 (Foizana. Lectotype S. M. F.).

Espèce de grande taille (♂ 65 mm, ♀ 90 mm), d'aspect massif, tête déprimée, plus large que longue, à contour arrondi. Museau rond, tronqué de profil, aussi long que le diamètre oculaire, canthus indistinct, région loréale basse, oblique. Narines équidistantes de l'oeil et de l'extrémité du museau. Espace oeil-narine plus étroit que l'espace interorbital, égal à l'espace internarinal et au demi diamètre de l'oeil. Tympan net oval.

Doigts longs, obtus, sans palmure, les 2 et 3 égaux. Un tubercule palmaire présent, prépollex net. Orteils longs et obtus, le 3 plus long que le 5. Palmure étendue, prolongée en frange nette jusqu'à l'extrémité des orteils. Tubercule métatarsien interne gros, comprimé. Articulation tibiotarsienne atteignant au moins le tympan.

Téguments grossièrement chagrinés sur le dos, granuleux sur les paupières, les flancs et l'abdomen. Repli supratympanique prolongé sur les flancs jusqu'à l'aîne, parfois un repli occipital transverse.

¹⁾ C'est à tort que Parker (1934) signale la pupille verticale, celle-ci est bien horizontale ainsi que j'ai pu le vérifier sur l'espèce type (*D. insularis* Grandidier).

Rougeâtre ou brunâtre clair, uniforme sur la face dorsale, un liséré souligne le repli cutané latéral. Flancs plus clairs. En dessous jaunâtre, nuagé de sombre sur la gorge.

Le mâle possède un sac vocal interne ouvert en fente de chaque côté de la langue, sur le plancher buccal. Une pelote nuptiale diffuse occupe le côté interne des trois doigts internes et la face interne de l'avant bras.

L'espèce semble localisée à la baie d'Antongil (Moroantsetra, Foizana) et au sud de Tamatave (Andevoranto).

***Discophus guineti* (Grandidier, 1875)**

(fig. 215)

Kaloula guineti Grandidier, 1875, Ann. Sci. nat. Zool., sér. 6, 2, art. 6 (Sambava. Syntypes M. H. N. P. 1895—281 et 282).

Espèce de grande taille (95 mm), tête déprimée, nettement plus large que longue. Museau à contour ogival, incliné vers le bas de profil, sensiblement égal au diamètre oculaire, canthus obtus, région loréale fortement oblique. Narines équidistantes de l'oeil et de l'extrémité du museau. Espace oeil-narine plus étroit que l'espace internarinal, environ la moitié de l'espace interorbitaire. Tympan net.

Doigts grêles, obtus. Tubercules sous-articulaires nets, des tubercules sous les métacarpiens à la base des doigts. Orteils longs, obtus, à palmure étendue, prolongée en frange jusqu'à l'extrémité. Tubercules sous-articulaires nets, tubercule métatarsien interne grand et comprimé.

Téguments lisses ou légèrement chagrinés, quelques granules sur les paupières et les côtés de l'abdomen. Un repli supratympanique se terminant en renflement au dessus de la racine du bras, un repli dorsolatéral et parfois un autre, occipital.

Rouge vineux ou grisâtre avec un losange dorsal sombre, éclairci et tacheté en son centre. Une tache noire de l'oeil au bord labial où elle s'élargit. Flancs rembrunis sous le repli latéral. En dessous blanc jaunâtre nuagé de sombre sur la gorge et la poitrine. Face supérieure et postérieure des cuisses teintées de rougeâtre.

L'espèce est connue de Soalala (nord-ouest), de Sambava (nord-est) et d'Antishanaka (centre).

***Discophus insularis* Grandidier, 1872**

(fig. 213 et 214)

D. insularis Grandidier, 1872, Ann. Sc. nat. Zool., sér. 5, 15, p. 10 (Antsouhy près de Trabouzy. Holotype M. H. N. P. 1883—1).

D. grandidieri Boulenger, 1896, Ann. Mag. Nat. Hist., sér. 6, 17, p. 404 (Sud-ouest de Madagascar. Holotype B. M.).

D. beloensis Mocquard, 1902, Bull. Soc. philom. Paris, sér. 9, 4, p. 23, pl. II, fig. 4 (Belo. Holotype M. H. N. P. 1899—415).

Phrynocara quinquelineatum O. Boettger, 1913, in Voeltzkow, Reise O-Afr., III, p. 283, pl. 22, fig. 11 à 17 (Soalala. Lectotype S. M. F. 4287).

Espèce de taille moyenne (40 à 50 mm), tête déprimée, nettement plus large que longue. Museau obtus, arrondi, canthus indistinct, région loréale oblique. Narines sensiblement équidistantes de l'oeil et de l'extrémité du museau. Espace oeil-narine au plus égal à l'espace internarinal, plus étroit que l'espace interorbital. Tympan indistinct.

Doigts assez longs et grêles, les 1 et 2 sensiblement égaux, sans trace de dilatations terminales ou de palmure. Orteils longs et grêles, largement palmés chez les mâles, beaucoup moins chez les femelles. Un très gros tubercule métatarsien interne en forme de pelle, plus long que l'orteil 1. Articulation tarso-métatarsienne atteignant l'oeil.

Longueur du corps comprenant plus de 3 fois celle de la tête, environ 3 fois celle du tibia et moins de 2 fois celle du tibia + fémur.

Téguments lisses sur le dos avec quelques granules en arrière. En dessous la région abdominale postérieure et les cuisses sont fortement granuleuses. Un repli dorso-latéral plus ou moins net de l'oeil à l'aine.

La coloration, sur des exemplaires frais, est variable. Le plus souvent de teinte gris ardoise sur le dos, plus ou moins éclaircie sur le côté qui est lavé de rosâtre. Le repli dorso-latéral en général souligné de clair. Les flancs sont rembrunis. Une bande sombre souligne le canthus. La face ventrale est plus ou moins intensément vermiculée de sombre sur fond clair, plus intensément chez le mâle que chez la femelle, les premiers présentant, en général, une tache en croissant, noirâtre, sous la gorge.

Parfois la coloration est beaucoup plus claire et il existe sur le dos des dessins sombres correspondant aux descriptions de *quinquelineatus* ou *grandidieri*; le triangle à base interoculaire est le plus fréquent.

L'espèce est signalée de la région ouest et sud-ouest, récemment le Muséum de Paris a reçu un lot d'exemplaires provenant les uns du massif du Marojezy (300 m altitude), les autres de l'Ankarafantsika. Malgré la différence de localité d'origine ces individus sont absolument identiques entre eux et comparés avec le type ils ne présentent aucun caractère différentiel. D'autre part le type de *Grandidier* est indiqué comme provenant de Trabounzy, il s'agit vraisemblablement de Trabounjy, village de l'Ankarafantsika sur la route de Majunga à Tananarive que *Grandidier* a parcouru vers 1870.

Parker avait signalé avec raison l'identité des deux espèces *quinquelineatus* et *grandidieri*, les descriptions et le type de coloration correspon-

dent en effet et sont conformes avec les caractéristiques des exemplaires récemment reçus, c'est la raison pour laquelle je considère toutes ces espèces comme synonymes de *D. insularis* Grandidier.

Genre *Mantipus* Peters, 1883

Plethodontohyla (part.) Boulenger, 1882, Cat. Batr. Sal. Brit. Mus., éd 2, p. 73.

Mantipus Peters, 1883, Sitzber. Akad. Wiss. Berlin, p. 165.

Mantiphrys Mocquard, 1895, Bull. Soc. philom. Paris, sér. 8, 7, p. 132.

Mantophrys Mocquard, 1909, Nouv. Arch. Mus. Paris, sér. 5, I, p. 72 (émendation).

Dents maxillaires présentes, vomer divisé, la portion postchoanale longue, recouvrant le palatin et portant des dents en série transversale. Clavicule présente, étendue jusqu'à la ligne médiane. Procoracoïde uni ou non au coracoïde. Omosternum et sternum cartilagineux (fig. 218 et 219). Colonne vertébrale procoele. Phalanges terminales des doigts en Y ou en T.

Pupille horizontale. Langue large, entière. Doigts obtus ou à dilatations terminales élargies en triangle.

Clé des espèces

- 1—(8) Procoracoïde sans contact avec le coracoïde. Clavicule entière, atteignant la ligne médiane.
- 2—(3) Doigts à larges dilatations terminales élargies en triangle (fig. 217)
M. inguinalis Boulenger p. 97
- 3—(2) Doigts obtus, sans dilatations terminales.
- 4—(9) Articulation tarso-métatarsiennes dépassant l'extrémité du museau.
- 5—(8) Narines proches de l'extrémité du museau. Téguments dorsaux lisses ou chagrinés.
- 6—(7) Un fin repli médio-dorsal du museau à l'extrémité postérieure du corps. Flancs, aines et face postérieure des cuisses granuleux. Pas de dessin en forme de chevron sur le dos. Petite taille (22 mm). *M. minutus* Guibé p. 97
- 7—(6) Pas de repli médio-dorsal. Téguments entièrement lisses dessus et dessous. Un dessin en forme de chevron sur le dos. Taille moyenne (44 mm)
M. laevipes Mocquard p. 98
- 8—(5) Narines équidistantes de l'oeil et de l'extrémité du museau. Téguments grossièrement chagrinés avec des verrucosités éparses et le bord des paupières dentelé (fig. 223) *M. serratopalpebrosus* Guibé p. 99
- 9—(4) Articulation tarso-métatarsienne ne dépassant pas l'extrémité du museau.
- 10—(11) Main à doigts courts, orteil I réduit (fig. 224 et 226). Des taches dorsales et une tache inguinale noires *M. bipunctatus* Guibé p. 100
- 11—(12) Main à doigts assez longs, orteil I non réduit (fig. 227 et 228). Coloration dorsale uniforme. Des amas glandulaires latéro-dorsaux plus ou moins nets *M. guentherpetersi* Guibé p. 101

***Mantipus inguinalis* (Boulenger, 1882)**

(fig. 216 à 219)

Plethodontohyla inguinalis Boulenger, 1882, Cat. Batr. Sal. Brit. Mus., éd. 2, p. 473 (Est Betsileo. Holotype B. M.).

Mantipus hildebrandti Peters, 1883, Sitzber. Akad. Wiss. Berlin, p. 166, (Madagascar. Holotype Z. M. U. 10440).

Espèce de grande taille (88 mm), à longues pattes postérieures. Tête nettement plus large que longue, museau court, un peu plus long que le diamètre oculaire, subacuminé, canthus net, incurvé, région loréale subverticale. Narines un peu plus proches de l'extrémité du museau que de l'oeil. Espace oeil-narine plus étroit que l'espace internarinal ou interorbital. Tympan peu distinct. Un tubercule cutané semicirculaire à l'angle antérieur de la paupière supérieure.

Doigts grêles, pourvus de dilatations terminales élargies transversalement. Doigt 3 nettement plus long que le museau. Un gros tubercule métacarpien. Phalanges terminales en Y. Orteils longs et grêles, sans dilatations nettes. Orteil 4 presque aussi long que la tête. Pas trace de palmure. Tubercules sous-articulaires et métatarsien interne présents. Articulation tarso-métatarsienne dépassant le museau.

Téguments entièrement lisses. Chez le mâle des sacs vocaux internes et un prépollex semicirculaire proéminent.

Brun grisâtre ou rosâtre, côtés de la tête et région tympanique assombris. Parfois une large tache dorsale foncée unissant les paupières et se fragmentant en arrière sur le dos, parfois seulement une barre sombre entre les yeux. Dessous blanc jaunâtre ou brun clair, tacheté ou marbré de sombre sur la gorge et la poitrine. Pattes avec d'étroites barres transversales sombres ou des marbrures foncées.

L'espèce est connue du domaine de l'Est et du massif de l'Andringitra.

***Mantipus minutus* Guibé, 1975**

(fig. 222)

M. minutus Guibé, 1975, Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris, sér. 3, n° 323, Zool. 230, p. 1087, fig. 8 (Massif du Marojezy. Holotype et paratypes. M. H. N. P. 1975. 15 et 1975. 16 à 23).

Espèce de petite taille (22 mm. ♀ ovulée), tête un peu plus longue que large, museau arrondi, canthus net, région loréale haute, subverticale, concave. Longueur du museau inférieure au diamètre transversal de l'oeil. Narines nettement plus proches de l'extrémité du museau que de l'oeil. Espace oeil-narine un peu plus étroit que l'espace internarinal ou interorbital, égal à la moitié du diamètre oculaire. Tympan net.

Langue entière. Dents maxillaires présentes, dents vomériennes en deux longues séries transversales légèrement concaves vers l'arrière, presque contigues sur la ligne médiane.

Doigts longs et grêles, obtus, sans palmure ni dilatations. Tubercules sous-articulaires non distincts. Doigt 2 plus court que le 4. Orteils longs, grêles, obtus, sans dilatation ni palmure. Tubercules sous-articulaires indistincts, tubercule métatarsien interne oblong. Orteil 3 nettement plus long que le 5. Articulation tarso-métatarsienne dépassant l'extrémité du museau.

Longueur du corps comprenant 2 fois $\frac{2}{3}$ celle de la tête, 2 fois celle du tibia, plus grande que celle du tibia + fémur.

Téguments finement chagrinés sur le dos, un très fin repli médiadorsal du museau à l'extrémité du corps. Flancs, aines et face postérieure des cuisses granuleux. Dessous du corps lisse. Certains individus présentent des ébauches, assez atténuées, de cordons irréguliers ou des verrues aplaties et allongées sur les parties latérales du corps.

Teinte générale brune avec des marques plus claires sur la région tympanique, les flancs et la face supérieure des cuisses. Dessous du corps blanc jaunâtre presque uniforme, le plus souvent avec des vermiculations noirâtres envahissant la gorge et l'ensemble de la face ventrale de manière plus ou moins serrée. Parfois des taches jaunes vaguement arrondies sous les cuisses et les pattes.

***Mantipus laevipes* (Mocquard, 1895)**

(fig. 220 et 221)

Mantiphrys laevipes Mocquard, 1895, Bull. Soc. philom. Paris, sér. 8, 7, p. 134 (Montagne d'Ambre. Holotype M. H. N. P. 1893—285).

Mantophrys laevipes Mocquard, 1909, Nouv. Arch. Mus. Paris, sér. 5, 1, p. 72 (émendation).

Espèce de taille moyenne (45 mm) à pattes postérieures longues. Tête nettement plus large que longue, museau arrondi, court, à peine plus long que le diamètre transversal de l'oeil, canthus peu accusé, région loréale oblique. Narines plus proches de l'extrémité du museau que de l'oeil. Espace oeil-narine plus étroit que l'espace internarinal, compris 2 fois dans l'espace interorbital. Tympan net.

Doigts relativement courts, obtus, le 3 plus long que le museau. Tubercules sous-articulaires et métacarpiens bien développés. Orteils assez longs, surtout le 4. Tubercule métatarsien interne saillant, grand, à bords libres. Articulation tibio-tarsienne dépassant l'extrémité du museau.

Longueur du corps comprenant 2 fois celle du tibia, inférieure à celle du tibia + fémur. Pied plus court que le tibia.

Téguments lisses en dessus et en dessous.

Brun fauve en dessus, rembruni entre les yeux, une grande tache dorsale foncée, peu accusée, en forme de chevron à sommet antérieur atteint le bord postérieure de la tête. Régions frénales et temporales rembrunies. Dessus du museau clair. Face ventrale fauve avec des taches grises. Des taches arrondies, blanc-jaunâtre à l'aine, sur les faces postérieures des cuisses et inférieures de la jambe. Membres postérieurs avec des barres transversales foncées.

L'espèce n'est connue que de la Montagne d'Ambre.

Lors de la description de cette espèce, Mocquard avait envisagé qu'il pouvait s'agir d'une forme nouvelle, distincte de *M. hildebrandti* Peters et il suggérait la création d'un genre nouveau. En 1909 il confirme cette manière de voir et crée le genre *Mantophrys* (émendation de *Mantiphrys* 1895). Cependant les auteurs suivants (Noble et Parker 1926, Parker 1934) incorporent *M. laevipes* dans la synonymie de *M. hildebrandti*. L'examen du type de Peters, en dépit de son mauvais état de conservation, permet de reconnaître à la fois l'existence de dilations digitales nettes et la disposition des phalanges terminales en Y, caractères suffisants pour séparer ces deux espèces.

***Mantipus serratopalpebrosus* Guibé, 1975**

(fig. 223)

M. serratopalpebrosus Guibé, 1975, Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris, sér. 3, n° 323, Zool. 230, p. 1088, fig. 9 (Massif du Marojezy. Holotype M. H. N. P. 1975—24).

Espèce d'assez petite taille (28—30 mm), d'aspect robuste. Tête plus large que longue, museau arrondi, tronqué verticalement de profil, canthus peu accusé, region loréale haute, un peu concave, avec un fin repli saillant en forme d' S surmontant la narine. Narines équidistantes de l'oeil et de l'extrémité du museau. Espace oeil-narine plus étroit que l'espace inter-narinal, presque double de l'espace interorbital, égal à la moitié du diamètre oculaire. Tympan distinct.

Dents vomériennes en deux longues séries transversales, presque contigues sur la ligne médiane. Pupille horizontale.

Doigts longs, grêles, obtus, sans trace de dilatation ni de palmure. Tubercules sous-articulaires peu nets. Doigts 2 égal au 4, le 3 nettement plus long que le museau. Orteils comme les doigts. Tubercules métatarsiens internes et sous-articulaires peu marqués. Orteil 3 égal au 5. Articulation tibio-tarsienne atteignant le museau.

Longueur du corps comprenant 3 fois celle de la tête, un peu moins de 2 fois celle du tibia, un peu plus courte que celle du tibia + fémur.

Téguments assez grossièrement chagrinés sur le dos. Un fin repli médio-dorsal de l'extrémité du museau jusqu'à la région postérieure du corps, un autre en S sur la région loréale. Paupières avec quelques granules et des denticulations aigues le long de leur bord. Un fort bourrelet supratympanique, un autre latéro-dorsal ne dépassant pas la région dorsale moyenne. Des verrucosités plus ou moins nettes à l'angle buccal. Côtés et dessous du corps entièrement lisses.

Brun sur le dos, très finement pointillé ou vermiculé de noir, un peu plus clair sur le dessus de la tête. Les flancs, les membres, la face supérieure et postérieure des cuisses d'un brun tabac criblé de taches jaunes. Cette coloration envahit la région dorsale dans la région inguinale. Tibia et tarse comme le dos.

Dessous densément et finement pointillé sur la gorge et la poitrine, moins intensément sur l'abdomen et les cuisses, avec des taches blanches petites en avant, plus grosses vers l'arrière.

Clavicule droite, entière, atteignant la ligne médiane. Procoracoïde sans relation avec le coracoïde. Omosternum petit, cartilagineux. Sternum en plaque cartilagineuse. Phalanges terminales obtuses.

***Mantipus bipunctatus* Guibé, 1974**

(fig. 224 à 226)

M. bipunctatus Guibé, 1974, Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris, sér. 3, n° 171, Zool. 116, p. 1180, fig. 7 (Massif de l'Andringitra. Holotype et paratypes M. H. N. P. 1962—91 et 1962—915 et 917).

Espèce de petite taille (25 mm), d'aspect robuste, à courtes pattes postérieures. Tête un peu plus large que longue, museau acuminé, à peine plus long que le diamètre de l'oeil, canthus net, région loréale concave. Narines plus proches de l'extrémité du museau que de l'oeil. Espace oeil-narine plus étroit que l'espace internarinal ou interorbital. Tympan distinct, net, un peu plus large que le diamètre oculaire.

Doigts courts, arrondis à l'extrémité, à gros tubercules sous-articulaires et métacarpiens. Doigt 3 plus court que le museau. Orteils courts et obtus, le 4 à peu près égal à la moitié de la longueur de la tête. Tubercules sous-articulaires et métatarsien interne grands. Articulation tibio-tarsienne atteignant l'oeil.

Longueur du corps comprenant 2 fois 1/2 celle du tibia, 1 fois 1/2 celle du tibia + fémur.

Téguments lisses ou finement chagrinés, un bourrelet supratympanique prolongé sur les flancs.

Brun pâle en dessus avec des taches sombres, allongées, irrégulières,

plus ou moins nettement et étroitement bordées de blanc. Régions loréale et tympanique, ainsi que les flancs, fortement rembrunies en dessous du repli dorso-latéral qui est parfois souligné de blanc. Une tache inguinale noire cerclée de blanc. Face ventrale jaunâtre, marbrée de brun sur la gorge, la poitrine et les côtés de l'abdomen. Membres avec des taches sombres liserées de clair. Face postérieure des cuisses finement ponctuée de brun.

Certains individus sont dépourvus de taches sombres dorsales, le dos est alors d'un brun rougeâtre parsemé de petites marques claires, les taches inguinales sont toujours présentes et nettes.

***Mantipus guentherpetersi* Guibé, 1974**

(fig. 227 et 228)

M. guentherpetersi Guibé, 1974, Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris, sér. 3, n° 171, Zool. 116, p. 1181, fig 8 (Massif du Tsaratanana. Holotype et paratypes M. H. N. P. 1953—165, 1953—165 A et B, 1973—592 et 593).

Espèce de petite taille (25 mm). Tête sensiblement aussi large que longue, à contour arrondi. Museau obtus, plus long que le diamètre oculaire, canthus net, incurvé, région loréale concave. Narines équidistantes de l'oeil et de l'extrémité du museau. Espace oeil-narine plus étroit que l'espace internarinal ou interorbital. Tympan petit mais net.

Doigts grêles, obtus, à tubercules sous-articulaires peu marqués. Prépollex développé chez le mâle. Orteils assez longs, grêles, obtus, sans palmure. Tubercules sous-articulaires et métatarsien interne bien développés. De petits tubercules palmaires. Articulation tibio-tarsienne atteignant l'oeil.

Longueur du corps comprenant un peu plus de 2 fois celle du tibia, 1 fois 1/2 celle du tibia + fémur.

Téguments chagrinés en dessus sur le dos, plus ou moins granuleux sur le dessus de la tête et les paupières. Parfois un fin repli sur le museau et le dessus de la tête. Région latéro-dorsale antérieure occupée par une grosse formation glandulaire rappelant des glandes parotoïdes et donnant à la peau un aspect poreux. Dessous du corps lisse.

Uniformément brun rougeâtre en dessus avec de petites taches foncées irrégulières. Région loréale et tympanique plus sombres. Une zone éclaircie, mal délimitée, en avant du tympan. Flancs avec des taches sombres, parfois des barres longitudinales. Face ventrale plus claire, tachetée ou marbrée. Membres comme le dos.

Espèce douteuse

Mantipus anguliferus Werner, 1903, Zool. Anz., 26, p. 251 (Origine inconnue).

Selon Noble et Parker (1926) le type de Werner est dans un état de conservation tel qu'il est impossible de l'attribuer avec certitude à un genre quelconque. On peut reconnaître seulement l'existence d'une clavicule bien développée qui permet d'éliminer le genre *Plethodontohyla*.

Genre *Anodonthyla* F. Müller, 1892

Anodonthyla F. Müller, 1892, Verh. Nat. Ges. Basel, 10; p. 198.

Anodontohyla Mocquard, 1909, Nouv. Arch. Mus. Paris, sér. 5.

Colonne vertébrale procoele, vertèbres courtes et larges, diapophyses courtes (fig. 231). Vomer en lame étroite, entourant la choane, sans processus odontophore. Palatins réduits, largement séparés l'un de l'autre sur la ligne médiane, n'atteignant pas le maxillaire. Nasaux en large lame pourvue d'un processus postero-latéral. Ethmoïde peu ossifié. Fronto-pariétaux larges, étroitement contigus, à bord antérieur oblique en avant et en dedans (fig. 229, 230). Maxillaire denté, sans processus palatin.

Clavicule entière atteignant le milieu de la ceinture. Omosternum et sternum cartilagineux (fig. 232).

Chez le mâle l'humérus est caractérisé par le développement, variable selon les espèces, des crista ventralis, crista medialis et crista lateralis.

Pupille horizontale, extrémité des doigts et des orteils plus ou moins dilatées. Pas de palmure. Pas de tubercule métatarsien externe.

Clé des espèces

- 1—(2) Museau acuminé en vue supérieure et de profil. Narines à égale distance de l'oeil et de l'extrémité du museau. Téguments plus ou moins chagrinés sur le dos *A. boulengeri* F. Müller p. 102
- 2—(1) Museau obtus, arrondi. Narines plus proches de l'extrémité du museau que de l'oeil. Téguments lisses sur le dos.
- 3—(4) Tympan distinct. Coloration tachetée, vermiculée ou indistinctement nuagée de clair sur fond sombre *A. montana* Angel p. 103
- 4—(3) Tympan indistinct. Coloration dorsale à base de grandes marques irrégulièrement symétriques *A. rouxae* Guibé p. 104

Anodonthyla boulengeri F. Müller, 1892

(fig. 229 à 236 et 243)

A. boulengeri F. Müller, 1892, Verh. Nat. Ges. Basel, 10, p. 198, pl. 3; fig 2 A (Madagascar. Holotype Musée de Bâle).

Mantella pollicaris O. Boettger, 1913, in Voeltzkow, Reise O-Afr., 3, p. 280, pl. 23, fig. 3 (Anevoka Holotype S. M. F.).

Espèce de petite taille (20 mm), tête aussi ou un peu plus longue que large, museau acuminé obliquement tronqué en bas et en arrière de profil, canthus non distinct, région loréale haute, subverticale. Narines à égale distance de l'oeil et de l'extrémité du museau. Espace oeil-narine plus étroit que l'espace internarinal, compris 2 fois dans l'espace interorbital. Tympan petit, distinct.

Doigt 1 très court, les 2, 3 et 4 avec de larges dilatations terminales triangulaires. Prépollex développé chez le mâle, presque aussi long que le doigt 1, parfois terminé par une épine aigue. Un gros tubercule métacarpal arrondi. Orteil 1 court, sans dilatation, les autres grêles, avec des dilatations plus étroites que celles des doigts. Articulation tibio-tarsienne atteignant le tympan ou un peu au delà.

Longueur du corps comprenant 2 fois $1/2$ celle du tibia, 1 fois $1/2$ celle du fémur.

Téguments lisses ou finement chagrinés, parfois des rides verruqueuses entre les yeux.

Coloration très variable: brune plus ou moins foncée sur le dos, uniforme ou avec un grand chevron sombre, à sommet antérieur au niveau de l'occiput et un semi plus ou moins net de taches claires. Souvent des marbrures ou des taches irrégulières, parfois une raie vertébrale claire. Dessous blanc sale saupoudré de noir en particulier sur la gorge et la poitrine. Certains individus ont l'abdomen taché de noir.

La femelle mature renferme de gros oeufs de 2 mm de diamètre.

R. Blommers-Schlösser (1975) a décrit la larve de cette espèce qui est connue du domaine de l'Est ainsi que des chaînes Anosyennes et du massif de l'Andohahelo.

***Anodonthyla montana* Angel, 1925**

(fig. 237 à 241 et 244)

A. montana Angel, 1925, Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris, sér. 2, 36, p. 62, fig. 1 à 4 (Massif de l'Andringitra. Syntypes M. H. N. P. 1924—104 à 107).

Espèce de taille moyenne (40 mm), d'aspect robuste, à courtes pattes postérieures. Tête un peu plus large que longue, museau arrondi, court, canthus indistinct, région loréale haute, concave, oblique. Narines plus proches de l'oeil que de l'extrémité du museau. Espace oeil-narine nettement plus étroit que l'espace internarinal, compris un peu moins de 2 fois dans l'espace interorbital. Tympan net, grand, égal aux $2/3$ ou $3/4$ du diamètre oculaire.

Doigt 1 sans dilatation, les autres avec de petites dilatations terminales plus ou moins trapézoïdales, plus étroites que le tympan. Prépollex bien développé chez le mâle, plus court que le doigt 1. De gros tubercules sous-articulaires saillants. Orteils à dilatations peu marquées, nettement plus étroites que celles des doigts. Tubercule métatarsien interne grand. Articulation tibio-tarsienne atteignant au moins le tympan.

Longueur du corps comprenant plus de 2 fois celle du tibia, nettement supérieure à celle du tibia + fémur.

Téguments lisses en dessus; en dessous soit lisses, soit granuleux sur l'abdomen.

Coloration très variable pouvant se rapporter à trois types, entre lesquels il existe tous les termes de passages; il est à remarquer que ces types cohabitent au sein d'une même population dans la même station.

A — Teinte générale uniforme, brun-jaunâtre, plus ou moins foncée avec des formations nuageuses claires plus ou moins distinctes, en particulier sur les membres où elles peuvent former des taches ou des marbrures.

B — Teinte générale brunâtre ou grisâtre, finement tachetée ou vermiculée de gris clair.

C — Teinte dominante grise, claire, avec des marbrures ou des vermiculations noirâtres pouvant, en particulier chez le jeune, former de grandes taches foncées vaguement symétriques sur le dos et les membres.

D — Teinte noirâtre avec des taches claires irrégulièrement disposées sur le dos, les membres, en particulier sur la région postérieure où ces taches s'organisent en bandes transversales.

Le dessous du corps est jaunâtre plus ou moins intensément tacheté ou nuagé de sombre. La face postérieure des cuisses est brunâtre, sans marques définies.

L'espèce est abondante en altitude dans le massif de l'Andringitra.

***Anodonthyla rouxae* Guibé, 1974**

(fig. 242 et 245 à 248)

A. rouxae Guibé, (1973) 1974, Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris, sér. 3, n° 171, Zool. 116, p. 1185, fig. 11 (Chaines Anosyennes. Holotype et paratypes M. H. N. P. 1973—666 et 1973—626 à 665 et 667 et 691).

Espèce d'assez petite taille (25 à 30 mm), tête courte, massive, un peu plus large que longue. Museau court, sensiblement égal au diamètre transversal de l'oeil, canthus peu accusé, région loréale haute, verticale. Narines plus proches de l'extrémité du museau que de l'oeil. Espace oeil-narine plus étroit que l'espace interorbital ou internarinal. Tympan caché sous la peau.

Doigts courts, en particulier le 1 qui est dépourvu de dilatation terminale, les autres avec de larges dilatations triangulaires. Tubercules sous-articulaires gros. Prépollex saillant chez le mâle. Orteils à dilatations nettement plus étroites que celles des doigts. Tubercules sous-articulaires et métatarsien interne nets. Articulation tibio-tarsienne atteignant le tympan.

Longueur du corps comprenant 3 fois celle de la tête, 2 fois 1/2 celle du tibia.

Téguments lisses sur le dos, chagrinés sur la gorge et la poitrine, granuleux sur l'abdomen. Le mâle possède, de chaque côté de la poitrine au niveau de la racine du bras, une callosité saillante formée par la saillie de la crista medialis de l'humérus.

Teinte de fond grisâtre ou brunâtre avec des marques dorsales noirâtres formant, entre les yeux, une bande transversale bordée de clair en avant. Une large bande transversale anguleuse en avant, parfois unie à la précédente, s'étend sur la région scapulaire; une autre formation analogue largement étalée sur la région inguinale. Entre ces taches principales un fin pointillé ou des vermiculations sombres. Régions tympanique et flancs rembrunis avec des taches claires. Dessous du corps blanchâtre, taché ou vermiculé de sombre sur la gorge, la poitrine et la région abdominale antérieure. La gorge du mâle est fortement rembrunie.

Chez quelques individus la bordure blanche de la marque interoculaire s'élargit et envahit plus ou moins largement le dessus de la tête.

La coloration des juvéniles est plus variable, en particulier la disposition des grandes taches dorsales qui sont en général irrégulièrement fragmentées.

La femelle mature renferme de gros oeufs pouvant atteindre plus de 2 mm de diamètre.

Genre *Pseudohemisus* Mocquard, 1895

Hemisus Grandidier, 1872, Ann. Sci. nat. Zool., sér. 5, 15, art. 20, p. 11.

Calophrynus Boulenger, 1882, Cat. Batr. Sal. Brit. Mus., éd. 2, p. 472.

Pseudohemisus Mocquard, 1895, Bull. Soc. philom. Paris, sér. 8, 7, p. 108.

Pseudohemisus ainsi que le genre suivant *Scaphiophryne*, malgré les caractères qui permettent de les considérer comme de véritables Microhylidés (Guibé, 1956), en ont été séparés par divers auteurs. Parker (1934) les incorporait dans les Ranidés où, en 1951 Laurent créait pour eux, avec doute il est vrai, la sous-famille des Scaphiophryninae. Les critères sur lesquels Parker basait son opinion étaient: la nature impaire du sphénethmoïde et les caractéristiques du têtard décrit par Angel.

Le premier de ces caractères ne peut être pris en considération, l'on sait que la structure du sphénethmoïde, qui présente un septum médian, peut, selon le degré plus ou moins grand de son ossification, paraître pair ou impair. Quand aux têtards décrits par Angel, il persiste un doute quand à leur attribution, en effet ils ont été récoltés dans la nature avec d'autres espèces et ne proviennent pas d'un élevage.

Colonne vertébrale diplasiocoele (fig. 253), vertèbres à centrum long et étroit, à arc neural court et large, sans apophyse épineuse. Diapophyses, surtout les postérieures, très courtes, celles de la vertèbre sacrée fortement élargies. Crâne large (fig. 249 et 250), nasaux en large lame avec un processus latéral marqué. Fronto-pariétaux courts et larges, étroitement séparés, à bords latéraux obliques en avant et en dedans. Ethmoïde fortement ossifié, envahissant la capsule olfactive, impair. Vomer étroit, à courte apophyse postérieure dépourvue de dents. Palatins en étroite baguette, largement séparés l'un de l'autre sur la ligne médiane. Parasphénoïde court, à bords latéraux convexes. Maxillaires et prémaxillaires sans dents. Squamosal à processus zygomatique réduit.

Clavicule et procoracoïde présents, droits (fig. 252). Omosternum et sternum cartilagineux, pouvant présenter des traces d'ossification. Appareil hyo-laryngé de type microhylide (fig. 251) (Trewavas 1933). Carpe à 5 os, tarse à 3 os. Phalanges terminales pointues.

Clé des espèces

- 1—(4) Téguments dorsaux lisses ou au plus avec quelques rares granules aplatis.
- 2—(3) Coloration bleuâtre ou olivâtre avec de grandes taches nettement délimitées *P. madagascariensis* (Blgr.) p. 106
- 3—(2) Coloration brunâtre, plus ou moins uniforme (juvéniles) ou maculé de gris (matures). Une barre claire entre les yeux, une tache claire en avant de l'oeil et sur la région tympanique *P. calcaratus* Mocquard p. 107
- 4—(1) Téguments dorsaux granuleux ou verruqueux.
- 5—(6) De grandes taches dorsales insuliformes, plus ou moins symétriques. Articulation tibio-tarsienne atteignant l'aisselle. Longueur du tibia comprise 3 fois dans celle du corps *P. pustulosus* Angel et Guibé p. 108
- 6—(5) Pas de taches dorsales nettement individualisées. Articulation tibio-tarsienne atteignant l'oeil. Longueur du tibia comprise moins de 3 fois dans celle du corps *P. granulosus* Guibé p. 109

***Pseudohemisus madagascariensis* (Boulenger, 1882)**

(fig. 257)

Calophrynus madagascariensis Boulenger, 1882, Cat. Batr. Sal. Brit. Mus., éd. 2, p. 472 (Est Betsileo. Holotype B. M.).

Espèce de taille moyenne (55 mm), d'aspect massif. Tête plus étroite que le corps, nettement plus large que longue. Museau élevé, court, arrondi, égal aux $\frac{2}{3}$ du diamètre transversal de l'oeil, canthus arrondi, région loréale haute, verticale, concave. Narines équidistantes de l'oeil et de l'extrémité du museau. Espace oeil-narine compris environ 2 fois dans l'espace interorbital ou internarinal, au plus égal au demi diamètre oculaire. Tympan indistinct.

Doigts obtus, sans trace de dilatation, tubercules sous-articulaires peu marqués. Orteils grêles, palmés au $\frac{1}{3}$, la palmure prolongée en frange. Tubercules sous-articulaires peu marqués sauf à l'orteil 1. Tubercule métatarsien interne grand, à bord libre, un peu plus court que l'orteil 1. Un tubercule net au talon.

Longueur du corps comprenant 3 fois celle de la tête, 2 fois $\frac{1}{2}$ celle du tibia, un peu plus longue que celle du tibia + fémur.

Téguments lisses sur le dos, légèrement granuleux sur l'abdomen, plus grossièrement et plissés longitudinalement sur la gorge du mâle.

Olivâtre ou grisâtre avec de grosses macules insuliformes brunes nettement délimitées. On distingue toujours entre les yeux une tache triangulaire dont le sommet est prolongé sur le dos. Une barre brune sous-oculaire. Membres tachés comme le dos. Dessous du corps et des membres marbrés de noir. Gorge des mâles uniformément noirâtre.

L'espèce est signalée du massif de l'Andringitra.

***Pseudohemismus calcaratus* (Mocquard, 1895)**

(fig. 249 à 256)

Calophrynus calcaratus Mocquard, 1895, Bull. Soc. philom. Paris, sér. 8, 7, p. 108 (Madagascar. Syntypes M. H. N. P. 1895—294).

Calophrynus brevis Boulenger, 1896, Ann. Mag. Nat. Hist., sér. 6, 17, p. 403 (Sud-ouest de Madagascar. Holotype B. M.).

Pseudohemismus longimanus Angel, 1930, Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris, sér. 2, 2, p. 72 (Ambongo. Holotype M. H. N. P. 1929—236 et 237).

Pseudohemismus longimanus melanopleura Angel, 1934, Bull. Soc. zool. France, 59, p. 171 (Sud-ouest de Madagascar. Syntypes M. H. N. P. 1953—149 et 149).

Espèce de taille moyenne (40 mm), d'aspect massif. Tête courte, plus large que longue, museau arrondi, tronqué de profil, plus court que le diamètre oculaire, canthus indistinct, région loréale oblique. Narines un peu plus proches de l'extrémité du museau que de l'oeil. Espace oeil-narine plus étroit que l'espace internarinal ou interorbital, égal au demi diamètre de l'oeil. Tympan indistinct.

Doigts grêles, sans dilatation, à tubercules sous-articulaires nets. Des tubercules palmaires présents. Orteils sans dilatation, palmés à la base,

la palmure prolongée en frange. Tubercules sous-articulaires petits, nets, celui de l'orteil 1 saillant, à bord aigu. Un gros tubercule métatarsien interne circulaire, à bord libre et un tubercule tarsal plus ou moins quadrangulaire.

Longueur du corps comprenant un peu moins de 4 fois celle de la tête, 2 fois $\frac{2}{3}$ celle du tibia, 1 fois $\frac{1}{3}$ celle du tibia + fémur.

Téguments entièrement lisses, occiput souvent renflé.

Dos sombre avec des marbrures claires. Une bande grise, mal définie, en avant des yeux, une tache triangulaire sur la lèvre supérieure en avant de l'oeil, une barre claire étendue de l'oeil au membre antérieur et se prolongeant sur le bras. Face ventrale jaunâtre irrégulièrement tachée de brun sur la gorge et la poitrine. Chez le mâle la gorge est noirâtre et plissée longitudinalement.

Chez le juvénile la face supérieure est uniformément brunâtre, les côtés de la tête et les flancs sont rembrunis avec une tache claire en avant de la racine du bras. Il existe parfois une ligne claire médio-dorsale.

L'espèce est propre au domaine de l'ouest.

Les types d'Angel en dépit de leur mauvais état de conservation me semblent être manifestement des juvéniles qu'il ne me paraît pas possible de séparer de *calcaratus*. Il en est de même de *brevis* que Boulenger lui-même rapprochait de l'espèce de Mocquard.

***Pseudohemismus pustulosus* Angel et Guibé, 1945**

(fig. 258 et 259)

P. pustulosus Angel et Guibé, 1945, Bull. Soc. zool. France, 70, p. 150, fig. (Madagascar. Syntypes M. H. N. P. 1945—25 à 28).

Espèce de taille moyenne (45 mm), d'aspect massif. Tête petite, plus large que longue, à contour arrondi. Museau rond, haut, verticalement tronqué de profil, aussi long que le diamètre oculaire, canthus indistinct, région loréale haute, verticale, concave. Narines plus proches de l'oeil que de l'extrémité du museau. Espace oeil-narine plus étroit que l'espace interorbital ou internarinal. Tympan indistinct.

Doigts longs, grêles, obtus, le 3 plus long que le museau. Tubercules sous-articulaires nets. Orteils longs, palmés à la base. Tubercule métatarsien interne grand, semi-circulaire, à bord libre, aussi long que l'orteil 1. Un tubercule tarsal quadrangulaire. Tubercules sous-articulaires nets, surtout à l'orteil 1.

Longueur du corps comprenant plus de 3 fois celle de la tête, 3 fois celle du tibia, 1 fois $\frac{1}{2}$ celle du tibia + fémur.

Téguments fortement granuleux ou même pustuleux-verruqueux sur le dos, les verrucosités organisées en cordons longitudinaux plus ou moins nettement. Flancs et face ventrale grossièrement granuleuse.

Gris olivâtre avec de grandes taches brunes insuliformes, symétriquement disposées. Une tache médiane dorsale, élargie en T sur les paupières et prolongée jusqu'à la région sacrée. De chaque côté du dos une tache postoculaire étendue jusqu'à la racine du membre antérieur. En arrière de la précédente trois taches, les postérieures prolongées dans la région inguinale. Anus bordé de 2 taches obliques. Deux vastes taches, parfois confluentes sur les côtés du corps, une autre sous l'oeil et deux petites à l'extrémité du museau. Les membres sont tachés comme le corps. Dessous blanchâtre, irrégulièrement taché de brun, plus fortement chez le mâle.

L'espèce a été trouvée dans le massif de l'Ankaratra.

***Pseudohemisis granulosus* Guibé, 1952**

(fig. 260 et 261)

P. granulosus Guibé, 1952, Mém. Inst. Sci. Madagascar, sér. A, 7, p. 109, figs. (Grotte d'Andranoboka, baie de Mahajamba, nord de Majunga. Holotype M. H. N. P. 1953—238).

Espèce de petite taille (21 mm), tête plus large que longue, museau court, obtus, aussi haut que long, égal au diamètre oculaire. Canthus net, région loréale haute, verticale. Narines plus proches de l'extrémité du museau que de l'oeil. Espace oeil-narine plus étroit que l'espace internarinal, presque 2 fois dans la largeur de l'espace interorbital. Tympan indistinct.

Doigt 1 plus court que le 2, le 3 nettement plus long que le museau. De gros tubercules sous-articulaires saillants et des tubercules à la base des doigts. Orteils longs et grêles, avec une trace de palmure ne dépassant pas les tubercules sous-articulaires proximaux. Tubercules sous-articulaires gros. Tubercule métatarsien interne très développé, semi-circulaire, à bord libre, plus long que l'orteil 1. Tubercule tarsal plat, proéminent. Articulation tibio-tarsienne atteignant l'oeil. Talons largement séparés.

Longueur du corps comprenant un peu moins de 3 fois celle de la tête, plus de 2 fois celle du tibia, sensiblement égale à celle du tibia + fémur.

Téguments avec de fins granules entremêlés avec d'autres de plus grande taille. Un cordon latéral saillant étendu de l'oeil à l'aine. Face inférieure entièrement lisse.

Teinte dorsale foncée, brunâtre réhaussée de rose formant des marques diffuses sur le museau, sous l'oeil, sur le cordon latéral et la région dorsale postérieure. Une fine ligne médio-dorsale claire plus ou moins nette. Gorge et poitrine noirâtre, nuagée de blanc. Abdomen blanc. Face supérieure

des membres antérieurs rose, plus ou moins tachée de noir vers l'extrémité. Sur les membres postérieurs la face supérieure est rosâtre avec des barres transversales ondulées, irrégulières, plus sombres. Les faces inférieures et postérieures sont blanchâtres, marbrées de noir. Une ligne brune marque la limite de la teinte rose sur la face postérieure des cuisses. Toutes les teintes roses disparaissent en raison de la conservation.

R. Blommers-Schlösser (1975) a décrit la larve de cette espèce dont plusieurs exemplaires ont été retrouvés près d'Ampijora dans la forêt d'Ankarafantsika (ouest de Madagascar).

Es p è c e s d o u t e u s e s

Hemisus obscurus Grandidier, 1872, Ann. Sci. Nat., sér. 5, 10, p. 11 (Côte nord-ouest de Madagascar. Syntypes M. H. N. P. 1895—280).

L'état de conservation des syntypes et la concision de la description avaient, dès 1895, permis seulement une attribution générique (cf. Mocquard 1895).

Pseudohemisus verrucosus Angel, 1930, Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris, sér. 2, 2, p. 70 (Lavenombato, province de Tuléar. Syntypes M. H. N. P. 1929—231 à 235).

Les syntypes qui mesurent 15 mm sont des juvéniles en mauvais état de conservation, entièrement décolorés et leur attribution spécifique me paraît impossible avec certitude.

Genre **Scaphiophryne** Boulenger, 1882

Scaphiophryne Boulenger, 1882, Cat. Batr. Sal. Brit. Mus., éd. 2, p. 472.

Colonne vertébrale diplasiocoele (fig. 266 et 267), vertèbres à centrum long et étroit. Diapophyses antérieures bien développées, celles de V 7 et V 8 grêles, nettement inclinées vers l'avant, diapophyse sacrée fortement élargie. Crâne large. Nasaux en lame à processus externe net. Fronto-pariétaux longs, étroitement séparés, à bords latéraux à peine convergents. Sphénethmoïde envahissant la capsule olfactive. Vomer petit, à processus postérieur peu développé. Palatins en étroite baguette, largement séparés l'un de l'autre sur la ligne médiane. Parasphénoïde à large base. Squamosal à apophyse postérieure et zygomatique réduites. Prémaxillaires et maxillaires sans dents (fig. 262, 263 et 264).

Clavicule présente, grêle, n'atteignant pas le milieu de la ceinture. Procoracoïde en étroite baguette. Carpe à 5 os, tarse à 3 os. Phalanges terminales en T (fig. 265, 268 à 270).

Pupille horizontale. Doigts à larges dilatations terminales. Orteils obtus.

Une seule espèce.

***Scaphiophryne marmorata* Boulenger, 1882**

(fig. 262 à 273)

S. marmorata Boulenger, 1882, Cat. Batr. Sal. Brit. Mus., éd. 2, p. 472 (Est Betsileo. Holotype B. M.).

S. spinosa Steindachner, 1882, Sitzber. Ak. Wien, 85, p. 189, pl. 2 fig. 1 à 5 (Foizana. Holotype W. M.).

Espèce de taille moyenne (55 mm), d'aspect massif. Tête petite, courte, plus large que longue, museau court, acuminé, tronqué de profil, plus court que le diamètre oculaire, canthus arrondi, région loréale haute, verticale, concave. Narines équidistantes de l'oeil et de l'extrémité du museau. Espace oeil-narine plus étroit que l'espace internarinal ou interorbital, égal environ au demi diamètre de l'oeil. Tympan indistinct.

Doigts longs, grêles, terminés par de larges dilatations. Tubercules sous-articulaires et métacarpiens nets. Orteils obtus avec un rudiment de palmure à la base. Tubercules sous-articulaires nets, un gros tubercule métatarsien interne, un autre sous la tarse.

Longueur du corps comprenant plus de 3 fois celle de la tête, 2 fois 1/2 celle du tibia, 1 fois 1/2 celle du tibia + fémur.

Téguments dorsaux fortement verruqueux, surtout chez le mâle dont les verrues deviennent épineuses durant la période reproductrice. Abdomen et cuisses granuleux.

Olivâtre ou verdâtre parfois même bleuâtre avec de grandes marques foncées irrégulières. Une tache entre les paupières se prolongeant irrégulièrement sur le dos où elle s'élargit au niveau des régions scapulaire et sacrée. Membres nettement barrés transversalement de sombre. Dessous irrégulièrement marbré de brun sur fond jaune, chez le mâle la gorge est uniformément noirâtre.

Espèce forestière du domaine de l'Est.

Genre ***Stumpffia* O. Boettger, 1881**

Stumpffia O. Boettger, 1881, Zool. Anz., 4, p. 360 et Abh. Naturf. Ges., XII, p. 521.

Colonne vertébrale procoele, vertèbres à corps plus large que long diapophyses antérieures longues et grêles, peu inclinées vers l'arrière, les postérieures (V 5 à V 8) beaucoup plus courtes, celles de la vertèbre sacrée fortement élargies (fig. 274 à 276). Une vertèbre coccygienne plus ou moins développée sur l'urostyle (fig. 277 et 278).

Nasaux en lame assez large, pourvus d'une apophyse postéro-externe. Sphénethmoïde dépassant les fronto-pariétaux. Ces derniers grands, étroitement séparés l'un de l'autre, à bords latéraux parallèles, à bord antérieur obliquement tronqué en avant et en dedans (fig. 279). Prémaxillaires et maxillaires sans dents, les seconds sans apophyse palatine. Vomer réduit à

une étroite lame bordant la choane du côté interne. Palatins en baguette élargie en dedans, presque contigus l'un et l'autre sur la ligne médiane. Parasphénoïde long, étroit, à bords latéraux parallèles. Squamosal grêle, à apophyse zygomatique rudimentaire.

Clavicule et procoracoïde grêles. Omosternum en courte baguette cartilagineuse, sternum en lame cartilagineuse. Squelette des doigts et des orteils plus ou moins atrophié selon les espèces (fig. 280 et 281). Phalanges terminales en T (surtout aux orteils). Présence d'une volumineuse patella cruro-tibialis (*St. psologlossa*).

Pupille horizontale. Langue ovale, entière, étroite en avant avec parfois un sillon transversal plus ou moins net. Doigts et orteils libres, souvent atrophiés, terminés par de petites dilatations à sillon incomplet sur leur face inférieure.

Clé des espèces

- 1—(6) Main à doigts individualisés, pied à 5 orteils, l'interne parfois réduit.
- 2—(3) Gorge et poitrine entièrement noirâtres, abdomen et face inférieure des pattes postérieures marbrées de noir et blanc *S. grandis* Guibé p. 112
- 3—(2) Abdomen blanchâtre, finement ponctué de sombre.
- 4—(5) Dos uniformément brunâtre, sans dessins ni grandes taches foncées. Face supérieure et inférieure des cuisses et face interne des tibias teintées de rose *S. roseifemoralis* Guibé p. 113
- 5—(4) Des dessins ou des marques sombres sur le dos. Membres postérieurs sans teinte rose, en général tachetés de noirâtre
S. psologlossa O. Boettger p. 114
- 6—(1) Main à doigts atrophiés, pied à 3 orteils *S. tridactyla* Guibé p. 114

***Stumpfiia grandis* Guibé, 1974**

(fig. 274, 279 à 280 et 282 à 285)

S. grandis Guibé, (1973) 1974, Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris, sér. 3, n° 171, Zool. 116, p. 1186, fig. 12 B (Massif du Marojezy. Holotype et paratypes M. H. N. P. 1973—715 et 1973—716 à 719).

Espèce de petite taille (25 mm), d'aspect svelte, à pattes postérieures grêles. Tête plus longue que large, museau subacuminé, verticalement tronqué de profil un peu plus long que le diamètre oculaire. Narines plus proches de l'extrémité du museau que de l'oeil. Espace oeil-narine plus étroit que l'espace interorbital ou internarinal. Tympan distinct, large.

Doigts à très petites dilatations terminales pourvues d'un sillon incomplet en dessous. Doigt 1 réduit, le 2 plus court que le 4. Tubercules sous-articulaires indistincts. Orteils longs et grêles, à dilatations comme celles des

doigts. Orteil 1 rudimentaire, le 2 plus court que le 5. Pas de trace de palmure. Tubercule métatarsien interne indistinct. Articulation tibio-tarsienne ne dépassant pas l'oeil.

Longueur du corps comprenant environ 3 fois celle de la tête, 2 fois celle du tibia, sensiblement égale à celle du tibia + fémur.

Téguments lisses en dessus et en dessous. Chez le mâle il existe une pelote nuptiale à la base du doigt 1.

Grisâtre sur le dos avec des marques noirâtres disposées comme suit. Une entre les yeux, trois sur la région scapulaire, un grand chevron plus ou moins net sur la région dorsale postérieure et des taches sur les flancs. En dessous la gorge et la poitrine sont entièrement noirâtres avec quelques petites taches blanches. Abdomen et face postérieure des cuisses ainsi que les tibias marbrés de noir et blanc. Pattes régulièrement tachées ou barrées de sombre en dessus. Main et pied roses.

***Stumpfiia roseifemoralis* Guibé, 1974**

(fig. 286)

S. roseifemoralis Guibé, (1973) 1974, Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris, sér 3, n° 171, Zool. 116, p. 1186, fig. L 2 A (Massif du Marojezy. Holotype et paratypes M. H. N. P. 1973—712 et 1973—713 et 714).

Espèce de petite taille (20 mm), tête sensiblement aussi longue que large, museau subacuminé, obliquement tronqué vers l'arrière de profil, canthus marqué, incurvé, région loréale haute, verticale, concave. Narines plus proches de l'extrémité du museau que de l'oeil. Espace oeil-narine nettement plus étroit que l'espace internarinal ou interorbital.

Doigts à très petites dilatations terminales, pourvues d'un sillon incomplet en dessous. Doigt 1 réduit, le 2 égal ou plus court que le 4. Tubercules sous-articulaires indistincts. Orteils à dilatations comme celles des doigts. L'orteil 1 rudimentaire, le 5 plus court et plus grêle que le 3. Métatarsiens externes étroitement unis. Tubercules sous-articulaires et métatarsien interne indistincts. Articulation tibio-tarsienne atteignant l'oeil.

Longueur du corps comprenant 2 fois 2/3 celle de la tête, environ 2 fois celle du tibia, égale à celle du tibia + fémur.

Téguments entièrement lisses dessus et dessous.

Brun très finement pointillé de foncé sur le dos, éclairci sur les flancs. En dessous blanchâtre, finement ponctué de brun sur la gorge et la poitrine. Face antérieure et face supérieure des cuisses brunes, face postérieure et inférieure roses, cette teinte se prolonge sur la face interne des tibias. Le reste de la patte est plus ou moins brunâtre.

L'espèce n'est connue que du massif du Marojezy.

***Stumpfiia psologlossa* O. Boettger, 1881**

(fig. 276, 278, 281, 287 à 293)

S. psologlossa O. Boettger, 1881, Zool. Anz., 4, p. 160 et Abh. Senckenb. Ges., 12, p. 521, pl. 5, fig. 21 (Nosy Bé. Lectotype S. M. F. 7337).

Espèce de petite taille (15 mm), tête un peu plus longue que large, museau anguleux en vue supérieure, obliquement tronqué de profil, canthus arrondi, incurvé, région loréale haute, verticale. Narines plus proches de l'extrémité du museau que de l'oeil. Espace oeil-narine nettement plus étroit que l'espace interorbital ou internarinal. Tympan petit.

Doigts obtus, le 4 plus court que le 3. Orteils comme les doigts, le 1 réduit, le 5 plus court que le 3. Tubercules sous-articulaires et métatarsien interne indistincts. Articulation tibio-tarsienne n'atteignant pas l'oeil.

Téguments lisses en dessus et en dessous.

Grisâtre sur le dos avec des marques sombres de forme variable, parfois une vaste tache foncée formant soit une bande médio-dorsale élargie en arrière et bifurquée en avant sur les paupières, soit un dessin en X sur la région scapulaire, parfois un simple chevron dorsal ou des taches irrégulières. Souvent une tache noire dans la région inguinale. Côtés de la tête comme le dos; flancs et région tympanique avec des taches noires irrégulières de taille variable. Parfois une barre transversale sur le tibia.

L'espèce est signalée du domaine de l'Est, de celui du Sambirano et des massifs du Tsaratanana et du Marojezy.

***Stumpfiia tridactyla* Guibé, 1975**

(fig. 275, 277 et 294 à 297)

S. tridactyla Guibé, 1975, Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris, sér. 3, N° 323, Zool. 230, p. 1089, fig. 6 et 7 (Massif du Marojezy, Holotype et paratypes M. H. N. P. 1975—25 et 1975—26 à 29).

Espèce de très petite taille (11 mm), tête plus longue que large, museau obtus, aussi long que le diamètre oculaire, canthus net, région loréale haute, verticale. Narines plus proches de l'extrémité du museau que de l'oeil. Espace oeil-narine nettement plus étroit que l'espace internarinal ou interorbital. Tympan petit, net.

Doigts et orteils atrophiés, seulement 3 orteils distincts. Tubercules sous-articulaires et métatarsien interne indistincts. Articulation tibio-tarsienne n'atteignant pas l'oeil.

Téguments lisses dessus et dessous.

Brun fauve très finement saupoudré de sombre sur le dos. Région dorso-latérale éclaircie et nettement délimitée de la teinte des flancs. Parfois une tache foncée inguino-dorsale. Côtés de la tête et flancs brun foncé.

Dessous du corps et pattes brun avec un semi serré de petites taches claires. Parfois une fine ligne claire du menton à l'anus. Pattes postérieures comme le dos. Un triangle susanal. Une barre transversale sur le tibia.

E s p è c e d o u t e u s e

Stumpffia madagascariensis Mocquard, 1895, Bull. Soc. philom. Paris, sér. 8, 7, p. 132 (Montagne, d'Ambre Holotype M. H. N. P. 1893—286).

L'individu type est en très mauvais état de conservation et ne permet aucune étude.

Genre *Platypelis* Boulenger, 1882

Platypelis Boulenger, 1882, Cat. Batr. Sal. Brit. Mus., éd. 2, p. 474.

Platyhyla Boulenger, 1889, Ann. Mag. Nat. Hist., sér. 6, 4, p. 247.

Plethodontohyla (non Boulenger) Methuen, 1919, Proc. Zool. Soc. London, p. 354.

Cophyla (non Boettger) E. Ahl, 1929, Mitt. Zool. Mus. Berlin, 14, p. 483.

La distinction entre les deux genres de Boulenger *Platyhyla* et *Platypelis* est essentiellement basée sur les deux caractères suivants: la disposition des dents vomériennes qui forment soit une série transversale chez le premier, soit un petit amas chez le second et la nature de l'articulation de la phalange terminale des doigts et des orteils qui comporte deux condyles (*Platyhyla*) ou un seul (*Platypelis*). Selon les auteurs la priorité est donnée à l'un ou à l'autre de ces caractères.

Dès 1926 Noble et Parker avaient fait remarquer les affinités existant entre les espèces de ces deux genres; plus tard (1940) Noble décrivant *Platypelis barbouri* signalait l'existence de deux surfaces articulaires distinctes aux phalanges terminales et il concluait "It follows that the distinction may no longer be considered of generic value". Cette disposition intermédiaire restreint en effet la différenciation des deux genres à la disposition des dents vomériennes. Or *Plethodontohyla tuberifera* Methuen rangé tantôt parmi *Platyhyla* (Noble et Parker, 1926) ou *Platypelis* (Parker, 1934) possède des dents vomériennes en longue série transversale. La séparation des deux genres ne semble donc pas évidente, c'est pourquoi je considère *Platyhyla* Blgr. (1889) comme synonyme de *Platypelis* Blgr. (1882).

Colonne vertébrale procoele. Nasaux en large lame, séparés l'un de l'autre, à processus externe étroit, allongé. Fronto-pariétaux à bords latéraux parallèles, à bord antérieur oblique en avant et en dedans, recouvrant presque entièrement le sphénethmoïde, étroitement séparés l'un de l'autre. Vomer divisé, la portion postchoanale transversalement allongée, recouvrant le palatin, portant des dents en série transversale ou groupées en amas médian (fig. 298 et 300).

Clavicule présente, réduite, n'atteignant pas la scapula ni la ligne médiane. Procoracoïde reposant sur le coracoïde. Omosternum et sternum cartilagineux. (fig. 299 et 301). Phalanges terminales en Y, articulées par un ou deux condyles.

Pupille horizontale. Langue entière. Palais sans repli transversal. Extrémité des doigts et des orteils largement dilatée.

Clé des espèces

- 1—(6) Dents vomériennes en série transversale.
- 2—(3) Orteils palmés au moins jusqu'au tubercule sous-articulaire proximal. Espèce de grande taille *P. grandis* (Boulenger) p. 116
- 3—(2) Orteils à palmure rudimentaire. Espèce de taille moyenne.
- 4—(5) Abdomen fortement granuleux. Phalanges terminales à double condyle articulaire. Articulation tibio-tarsienne ne dépassant pas le tympan
P. alticola (Guibé) p. 117
- 5—(4) Abdomen lisse. Phalanges terminales à un seul condyle articulaire. Articulation tibio-tarsienne atteignant l'oeil .. *P. tuberculata* (Methuen) p. 118
- 6—(1) Dents vomériennes rudimentaires ou en petit amas médian.
- 7—(10) Téguments rugueux ou granuleux en dessus.
- 8—(9) Tête aussi large que longue. Museau acuminé. Région loréale haute, verticale. Dents vomériennes distinctes. Une seule surface articulaire aux phalanges terminales *P. tuberculata* (E. Ahl) p. 119
- 9—(8) Tête plus longue que large. Museau arrondi. Région loréale oblique. Dents vomériennes indistinctes. Deux surfaces articulaires aux phalanges terminales *P. barbouri* Noble p. 119
- 10—(7) Téguments lisses dessus et dessous.
- 11—(14) Orteil 3 plus court que le 5.
- 12—(13) Brun avec des taches mal définies sur le dos. Pattes barrées transversalement *P. pollicaris* Boulenger p. 120
- 13—(12) Brun avec des dessins clairs sur les paupières. Pattes concolores
P. tsaratananaensis Guibé p. 120
- 14—(11) Orteil 3 égal ou plus long que le 5.
- 15—(16) Museau arrondi. Articulation tibio-tarsienne atteignant le tympan. Coloration générale brune *P. cowani* Boulenger p. 121
- 16—(15) Museau acuminé. Articulation tibio-tarsienne atteignant l'oeil. Coloration nettement différente *P. milloti* Guibé p. 121

***Platypelis grandis* (Boulenger, 1889)**

(fig. 300 à 304)

Platyhyla grandis Boulenger, 1889, Ann. Mag. Nat. Hist., sér. 6, 4, p. 247 (Madagascar. Syntypes B. M.).

Platyhyla verrucosa Mocquard, 1901, Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris, sér. 2, 7, p. 254, pl. et 1902, Bull. Soc. Philom. Paris, sér. 9, 4, pl. II, fig. 5 (Fort Dauphin, Syntypes, M. H. N. P. 1901—233 et 24).

Platyhyla voeltzkowi O. Boettger, 1913, in Voeltzkow Reise O-Afr., III, p. 282, pl. 23, fig. 7 (Sakana. Lectotype S. M. F. 4282).

Espèce de grande taille (105 mm), tête robuste, nettement plus large que longue, à contour arrondi. Museau rond, aussi long que le diamètre oculaire, canthus obtus, région loréale oblique, concave. Narines plus proches de l'extrémité du museau que de l'oeil. Espace oeil-narine plus étroit que l'espace internarinal, égal à deux fois l'espace interorbital, plus étroit que le diamètre oculaire. Tympan caché sous la peau.

Dents vomériennes en longue série transversale.

Doigts à très larges dilatations terminales, transversalement élargies. Tubercules sous-articulaires nets. Orteils à dilatations un peu plus étroites que celles des doigts. Palmure atteignant au moins le tubercule sous-articulaire basal. Tubercule métatarsien interne gros. Articulation tibio-tarsienne atteignant le tympan.

Téguments finement chagrinés sur le dos, plus grossièrement sur la tête et les paupières qui peuvent parfois même être granuleuses ou verruqueuses. Dessous du corps lisse.

Coloration très variable et sans caractéristiques. Sur un fond brunâtre se détachent des macules claires, irrégulières et mal définies. Dessous blanchâtre. Pattes postérieures barrées de sombre.

R. Blommers-Schlösser (1975) a décrit la larve de cette espèce qui est connue du domaine de l'Est et des massifs montagneux.

***Platyphylis alticola* (Guibé, 1974)**

(fig. 305)

Platyphylis alticola Guibé, (1973) 1974, Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris, sér. 3, n° 71, Zool. 116, p. 1182, fig. 9 (Massif du Tsaratanana. Holotype M. H. N. P. 1973—693).

Espèce de taille moyenne (35 mm), tête à contour arrondi, sensiblement aussi longue que large, museau arrondi de profil, un peu plus long que le diamètre oculaire, canthus indistinct, région loréale oblique. Narines sensiblement équidistantes de l'oeil et de l'extrémité du museau. Espace oeil-narine plus étroit que l'espace internarinal, presque 2 fois aussi large que l'espace interorbital. Tympan peu distinct, caché sous la peau.

Dents vomériennes en longues séries transversales.

Doigts courts et larges, les 2 et 4 sensiblement égaux. Dilatations terminales larges, plus ou moins quadrangulaires. Tubercules sous-articulaires gros et saillants, un tubercule carpien développé et un prépollex allongé. Orteils courts et larges, à dilatations plus étroites que celles des doigts. Une courte palmure basale. Tubercules sous-articulaires et métatarsien interne nets. Articulation tibio-tarsienne atteignant seulement la racine du membre antérieur.

Longueur du corps comprenant presque 3 fois celle de la tête, 2 fois 2/3 celle du tibia, 1 fois 1/2 celle du tibia + fémur.

Téguments finement chagrinés sur le dos, grossièrement granuleux sur la poitrine, l'abdomen, les flancs et la face inférieure des cuisses.

Uniformément brun en dessus, plus clair en dessous avec un fin pointillé foncé délimitant les granules. Pourtour de la mandibule nettement rembruni.

***Platypelis tuberifera* (Methuen, 1919)**

(fig. 306 à 308)

Plethodontohyla notosticta (non Günther), Methuen et Hewitt, 1913, Ann. Transv. Mus., 2, 4, p. 60.

Plethodontohyla tuberifera Methuen, 1919, Proc. Zool. Soc. London, p. 354 (Am-batoharanana. Holotype Transvaal Museum et paratype B. M. 1919.8.51—1).

Espèce de taille moyenne (40 mm), tête déprimée, plus longue que large, museau arrondi, canthus indistinct, région loréale oblique. Narines proéminentes, sensiblement équidistantes de l'oeil et de l'extrémité du museau. Espace oeil-narine nettement plus étroit que le diamètre transversal de l'oeil et que les espaces internarinal et interorbital.

Dents vomériennes en longues séries transversales.

Doigts à larges dilatations terminales, celles des orteils à peine plus étroites. Tubercules sous-articulaires petits mais nets. Tubercule métatarsien interne peu distinct. Articulation tibio-tarsienne atteignant l'oeil.

Longueur du corps comprenant 2 fois 2/3 celle de la tête, environ 2 fois celle du tibia, supérieure à celle du tibia + fémur.

Téguments lisses avec quelques granulations sur les paupières et sur la région abdominale postérieure. Une paire de petites taches glandulaires en saillie sur la région sacrée.

Brun pâle ou crème sur le dos, parfois irrégulièrement nuagé de sombre. Repli supratympanique souligné de brun. Souvent une fine ligne claire vertébrale et deux taches blanches sur la région sacrée correspondant aux taches glandulaires. En dessous blanc sale, les pattes postérieures avec des taches arrondies, sombres, peu nombreuses, sur un fond brun pâle.

R. Blommers-Schlösser (1975) a décrit la larve.

***Platypelis tuberculata* (E. Ahl, 1929)**

(fig. 309 et 310)

Cophyla tuberculata E. Ahl, 1929, Mitt. Zool. mus. Berlin, 14, p. 483, (Nord-ouest de Madagascar. Syntypes Z. M. U.).

Espèce de petite taille (25 mm), tête aussi large que longue, museau acuminé en vue supérieure et de profil, égal au diamètre transversal de l'oeil, canthus arrondi, région loréale haute, verticale, concave. Narines plus proches de l'extrémité du museau que de l'oeil. Espace oeil-narine plus étroit que l'espace internarinal ou interorbital.

Dents vomériennes en petit amas médian.

Doigts grêles, à larges dilatations terminales subtriangulaires. Tubercules sous-articulaires nets. Un tubercule carpal. Doigt 3 plus long que le museau. Orteils à dilatations de moitié plus étroites que celles des doigts. Tubercules sous-articulaires et métatarsien interne peu marqués. Un rudiment de palmuré. Articulation tibio-tarsienne atteignant l'oeil.

Téguments dorsaux avec des verrucosités proéminentes pointues, plus nombreuses sur le dessus de la tête, les paupières et le repli supratympanique. Abdomen granuleux.

Gris en dessus avec 5 bandes transversales brunes, sombres, irrégulières: l'une sur le museau, les autres en travers des yeux, sur la région scapulaire, la région sacrée et en avant de la racine des pattes postérieures. Les verrucosités sont blanches. Pattes postérieures distinctement barrées. Côtés de la tête gris avec 3 bandes brunes rayonnantes à partir de l'oeil. Blanc en dessous, la gorge et la poitrine rembrunies.

***Platypelis barbouri* Noble, 1940**

Platypelis barbouri Noble, 1940, Proc. New. England Zool. Club., 18, p. 27 (Forêt de Fanovana, est de Madagascar. Holotype et paratypes M. C. Z.).

Espèce de petite taille (26 mm), tête déprimée, plus longue que large, museau arrondi, plus long que le diamètre transversal de l'oeil, canthus peu marqué, région loréale oblique. Narines plus proches de l'extrémité du museau que de l'oeil. Tympan indistinct.

Dents vomériennes rudimentaires, peu distinctes.

Doigts à larges dilatations terminales subtriangulaires. Orteils à dilatations comme celles des doigts, palmés au 1/3. Tubercule métatarsien interne petit. Articulation tibio-tarsienne atteignant l'oeil.

Téguments rugueux, garnis de tubercules irréguliers, les plus petits sur les régions occipitale et scapulaire.

Gris pâle avec une barre transversale foncée entre les yeux et une autre sur la région pelvienne. Un dessin irrégulier en forme de W sur la région scapulaire. Pattes barrées de sombre. Gorge et poitrine brun foncé, ponctuées de blanc. Région inguinale et faces antérieure et postérieure des cuisses teintées de rouge.

***Platypelis pollicaris* Boulenger, 1888**

(fig. 311 et 312)

Platypelis pollicaris Boulenger, 1888, Ann. Mag. Nat. Hist., sér. 6, 1, p. 206, pl. 6, fig. 3 (Madagascar. Holotype B. M.).

Espèce de taille réduite (30 mm), tête déprimée, sensiblement aussi longue que large, museau arrondi en vue supérieure et de profil, canthus peu accusé, région loréale oblique. Narines plus proches de l'extrémité du museau que de l'oeil. Espace oeil-narine plus étroit que l'espace interorbital ou internarinal. Tympan net.

Dents vomériennes en petit amas médian.

Doigts à larges dilatations terminales subtriangulaires, celle du doigt 1 arrondie. Un gros prépollex saillant. Orteils à dilatations comme celles des doigts, particulièrement large au 5. Palmure à la base des orteils, prolongée en frange étroite. Tubercules sous-articulaires et métatarsien interne peu accusés.

Téguments lisses en dessus et en dessous, sauf sur la région abdominale postérieure qui est granuleuse.

Brunâtre avec des marbrures plus claires ou plus sombres, mal définies, formant parfois un X sur les 2/3 antérieurs du dos. Pattes barrées de sombre. Dessous blanchâtre ou brun pâle.

L'espèce est connue des domaines de l'Est, du Centre et du massif du Tsaratanana.

***Platypelis tsaratananaensis* Guibé, 1974**

(fig. 313 à 315)

Platypelis tsaratananaensis Guibé, (1973) 1974, Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris, sér. 3, n° 171, Zool. 116, p. 11', fig. 10 (Massif du Tsaratanana. Holotype et paratypes M. H. N. P. A. 685 et A. 686 à 690).

Espèce de petite taille (26 mm), à corps étroit et courtes pattes postérieures. Tête aussi longue que large, museau arrondi, aussi long que le diamètre oculaire, canthus indistinct, région loréale oblique. Narines plus proches de l'extrémité du museau que de l'oeil. Espace oeil-narine un peu

plus étroit que l'espace internarinal ou interorbital, égal au demi diamètre de l'oeil. Tympan étroit mais net.

Dents vomériennes en petit amas médian.

Doigts assez allongés, le 3 plus long que le museau, à larges dilatations terminales. Tubercules sous-articulaires grands. Prépollex et tubercule carpal nets. Orteils à larges dilatations sauf au 1, le 3 plus court que le 5. Palmure réduite environ au 1/3. Tubercule métatarsien interne grand. Articulation tibio-tarsienne atteignant l'oeil.

Téguments lisses en dessus et en dessous, parfois quelques granulations sur la région abdominale postérieure. Mâle avec des sacs vocaux internes ouverts sur le plancher buccal.

Uniformément brun en dessus, les paupières marbrées ou teintées de blanc. Souvent une tache claire sur les flancs. Membres bruns. Face inférieure jaunâtre avec un fin pointillé noir.

***Platypelis cowani* Boulenger, 1882**

(fig. 298 et 299)

Platypelis cowani Boulenger, 1882; Cat. Batr. Sal. Brit. Mus., éd. 2, p. 474 (Est Betsileo. Holotype B. M.).

Petite espèce (20 mm), tête déprimée, plus large que longue, museau arrondi, aussi long que le diamètre oculaire, canthus à peine marqué, région loréale oblique. Narines à égale distance de l'oeil et de l'extrémité du museau. Espace interorbital plus large que la paupière supérieure. Tympan indistinct.

Dents vomériennes en petit amas médian.

Doigts à très larges dilatations terminales triangulaires sauf au 1. Orteils à dilatations un peu plus étroites que celles des doigts, avec un rudiment de palmure. Orteil 5 plus court que le 3. Tubercules sous-articulaires et métatarsien interne peu développés. Articulation tibio-tarsienne atteignant au plus le tympan.

Téguments entièrement lisses dessus et dessous.

Brun olivâtre, irrégulièrement marbré de sombre. Pattes barrées transversalement de sombre. Dessous uniformément blanc.

***Platypelis milloti* Guibé, 1950**

(fig. 316 à 318)

Platypelis milloti Guibé, 1950, Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris, sér 2, 22, p. 214 (Nosy Bé. Syntypes M. H. N. P. 1953—22).

Espèce de taille moyenne (35 mm), tête déprimée, plus large que longue, museau subacuminé, obliquement tronqué vers l'arrière de profil, canthus arrondi, région loréale oblique, concave. Narines plus proches de l'extrémité du museau que de l'oeil. Espace oeil-narine plus étroit que l'espace internarinal ou interorbital, plus étroit que le diamètre de l'oeil.

Dents vomériennes en petit amas médian.

Doigts et orteils à larges dilatations terminales. Palmure rudimentaire. Tubercules sous-articulaires et métatarsien interne indistincts. Articulation tibio-tarsienne atteignant l'oeil.

Téguments lisses en dessus et en dessous sauf parfois quelques granules sur la région abdominale postérieure chez le mâle.

Coloration très caractéristique. Teinte de fond grise avec une fine ligne vertébrale claire et, de part et d'autre, de grandes macules noires, symétriques, lisérées de blanc. Bras gris lavés de rose, avant-bras tachés de noir. Cuisses roses, rembrunies au niveau des genoux, une tache triangulaire noire sous-anale. Jambe et pied tachés plus ou moins intensément de noir.

L'espèce n'est connue que de la forêt de Lokoubé (Ile de Nosy Bé) ou elle vit à l'aisselle des feuilles de *Typhonodorum lyndleanum*.

Genre *Plethodontohyla* Boulenger, 1882

Callula (non Gray) Günther, 1877, Ann. Mag. Nat. Hist., sér. 4, 19, p. 316.

Calohyla (non Peters) O. Boettger, 1881, Abh. Senck. Naturf. Ges., 12, p. 539.

Cophyla (non Boettger) Boulenger, 1882, Cat. Batr. Sal. Brit. Mus., éd. 2, p. 182.

Plethodontohyla Boulenger, 1882, *ibid.*, p. 473.

Phrynocara Peters, 1883, Sitzber. Ak. Wiss. Berlin, 6, p. 166.

Colonne vertébrale procoele. Dents maxillaires présentes. Vomer divisé, la portion postchoanale longue, recouvrant le palatin et portant une longue série transversale de dents. (fig. 320). Procoracoïde présent, parfois uni au coracoïde dans sa portion interne. Clavicule absente ou représentée par une courte ossification reposant sur le bord externe du procoracoïde. Sternum et omosternum cartilagineux (fig. 319).

Pupille horizontale. Langue large, entière. Palais sans repli transversal. Doigts avec ou sans dilatations terminales.

Clé des espèces

- 1—(2) Doigts et orteils à dilatations terminales nettement marquées
P. notosticta (Günther) p. 123
- 2—(1) Doigts obtus, sans dilatations terminales apparentes.

- 3—(4) Un large ocelle noir, bordé de blanc, dans la région inguinale. Doigt 2 plus court que le 4 *P. ocellata* Noble et Parker p. 124
- 4—(3) Pas d'ocelle noir dans la région inguinale. Doigt 2 égal ou plus court que le 4.
- 5—(8) Doigts et orteils courts.
- 6—(7) Téguments parsemés sur le dos de petites verrues. Articulation tarso-métatarsale atteignant la narine. Doigts et orteils palmés à la base
P. coudreaui Angel p. 125
- 7—(6) Téguments finement chagrinés avec un repli occipital. Articulation tarso-métatarsale atteignant l'oeil. Doigts et orteils sans trace de palmure
P. alluaudi Mocquard p. 125
- 8—(5) Doigts longs, sans trace de palmure.
- 9—(10) Narines équidistantes de l'oeil et de l'extrémité du museau. Coloration uniforme *P. brevipes* Boulenger p. 126
- 10—(9) Narines plus proches de l'extrémité du museau que de l'oeil. Coloration non uniforme.
- 11—(12) Téguments entièrement lisses. Museau aussi long que l'oeil
P. laevis (Boettger) p. 126
- 12—(11) Téguments verruqueux ou d'aspect poreux. Museau nettement plus long que l'oeil *P. tuberosa* (Peters) p. 127

***Plethodontohyla notosticta* (Günther, 1877)**

(fig. 319 à 323)

Calulla notosticta Günther, 1877, Ann. Mag. Nat. Hist., sér. 4, 19, p. 316, pl. 16, fig. C (Mahanoro et Anzahamara. Syntypes B. M.).

Calohyla notosticta Boettger, 1881, Abh. Senckenb. Naturf. Ges., 12, p. 539.

Cophyla notosticta Boulenger, 1882, Cat. Batr. Sal. Brit. Mus., éd. 2. 182.

Plethodontohyla notosticta Boulenger, 1882, *ibid.*, p. 473.

Mantipus pulcher E. Ahl, 1928, Mitt. Zool. Mus. Berlin, 14, p. 434.

Espèce de taille moyenne (35 à 40 mm), tête plus longue que large, museau ogival, un peu plus long que le diamètre oculaire, canthus net, région loréale haute, verticale. Narines à égale distance de l'oeil et de l'extrémité du museau. Espace oeil-narine plus étroit que l'espace internarinal ou interorbital. Tympan petit et peu distinct.

Doigts à larges dilatations terminales plus ou moins quadrangulaires sauf au 1 qui est de plus court et obtus. Un gros prépollex chez le mâle. Orteils obtus, à peine dilatés, sans trace de palmure. Tubercules sous-articulaires et métatarsien interne peu marqués. Articulation tibio-tarsienne atteignant au plus l'oeil.

Longueur du corps comprenant 2 fois 1/2 celle de la tête, environ 2 fois celle du tibia, supérieure à celle du tibia + fémur.

Téguments lisses dessus et dessous, un fin repli étendu de l'oeil à l'aine et des granulations sur la face postérieure des cuisses. Chez le mâle en période de reproduction la gorge et la poitrine sont granuleuses.

Brun rougeâtre plus ou moins foncé avec des dessins dorsaux plus sombres en forme de chevrons irréguliers. Une ligne blanche s'étend, à partir du museau le long du canthus, du bord palpébral et du repli latéral. En dessous de cette ligne les côtés de la tête et les flancs sont fortement rembrunis. Souvent il existe deux paires de petites taches noires à centre blanc sur la région dorsale. Face ventrale jaune sale, tachetée sur la gorge chez la femelle, entièrement noirâtre ainsi que la poitrine chez le mâle. Face supérieure des cuisses avec des macules claires, cerclées de sombre, formant une sorte de réseau. Face postérieure avec des taches claires sur fond brun. Tarse et sole plantaire noir intense.

Connue des régions forestières du domaine de l'Est et, en basse altitude dans les massifs de l'Andringitra et du Marojezy.

***Plethodontohyla ocellata* Noble et Parker, 1926**

(fig. 324 à 326)

P. ocellata Noble et Parker, 1926, Amer. Mus. Novitates, n° 232, p. 14 (Antsihanaka. Holotype B. M., paratypes B. M. 1947.2.10.44—50).

Espèce de taille moyenne (55 mm) tête plus large que longue, museau obtus verticalement tronqué de profil, plus long que le diamètre oculaire, canthus arrondi, région loréale subverticale, haute, concave. Narines plus proches de l'extrémité du museau que de l'oeil. Espace oeil-narine plus étroit que l'espace internarinal ou interorbital. Tympan petit, plus ou moins distinct.

Doigts obtus, le 2 plus court que le 4. De grands tubercules sous-articulaires et métacarpals. Orteils obtus, à tubercules sous-articulaires et métatarsien interne peu marqués. Articulation tibio-tarsienne atteignant le tympan.

Téguments lisses ou légèrement chagrinés en dessus, lisses en dessous. Un fort repli supratympanique et parfois un repli occipital. Chez le mâle une pelote nuptiale diffuse sur la face externe du doigt 1 et à la base du doigt 2.

Gris brun ou magenta en dessus avec des marques sombres plus ou moins nettes formant de grands chevrons sur le dos ou unis les uns aux autres circonscrivant ainsi de larges plages claires. Côtés de la tête rembrunis. Un large ocelle noir cerclé de blanc sur la région inguinale. Dessous blanchâtre plus ou moins nuagé du brun, avec parfois des taches claires. Pattes tachées de clair.

L'espèce est connue du domaine de l'Est et du massif du Marojezy.

***Plethodontohyla coudreaui* Angel, 1938**

(fig. 327 et 328)

P. coudreaui Angel, 1938, Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris, sér. 2, 10, p. 260 (Réserve de Betampona. Holotype M. H. N. P. 1937—11).

Espèce de petite taille (26 mm), tête nettement plus large que longue, museau arrondi, canthus anguleux, région loréale haute, verticale, concave. Narines plus proches de l'oeil que de l'extrémité du museau. Espace oeil-narine compris 2 fois dans l'espace internarinal, plus de 2 fois dans l'espace interorbital. Tympan caché.

Doigts courts, obtus, palmés à la base, le 2 plus court que le 4. Orteils comme les doigts, palmés à la base, le 1 très réduit. Tubercules sous-articulaires et métatarsien interne bien développés. Articulation tarso-métatarsale dépassant à peine le tympan.

Téguments dorsaux parsemés de petites verrues irrégulières, certaines formant deux lignes divergentes à partir des yeux vers la région scapulaire, d'autres alignées sur le bourrelet supratympanique. Face inférieure granuleuse.

Brun clair avec des marques sombres symétriques sur la tête et le dos figurant, entre les épaules, un X dont les branches postérieures sont réclinées vers l'avant. La région dorsale postérieure est uniformément brune. Entre les yeux un chevron foncé. Face ventrale tachetée de sombre. Face postérieure des cuisses divisée en deux zones, foncée vers le haut, plus claire en dessous.

***Plethodontohyla alluaudi* (Mocquard, 1901)**

(fig. 329 à 331)

Discophus alluaudi Mocquard, 1901, Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris, 7, p. 254 et 1902, Bull. Soc. philom. Paris, sér. 9, 4, p. 22, pl. II, fig. 3 (Fort Dauphin. Holotype M. H. N. P. 1901—235).

Espèce de taille moyenne (45 mm), d'aspect robuste, à courtes pattes postérieures. Tête nettement plus large que longue, museau arrondi, canthus net, région loréale oblique. Narines plus proches de l'extrémité du museau que de l'oeil. Espace oeil-narine plus étroit que l'espace internarinal et interorbital. Tympan indistinct. Un lobe cutané à l'angle de la paupière supérieure.

Doigts courts, sans dilatations terminales, le 3 plus court que le museau. Tubercules sous-articulaires peu marqués. Orteils sans dilatations ni palme. Tubercules sous-articulaires et métatarsien interne indistincts. Articulation tibio-tarsienne atteignant l'oeil.

Longueur du corps comprenant 2 fois $\frac{2}{3}$ celle du tibia, 1 fois $\frac{1}{2}$ celle du tibia + fémur. Longueur du tibia supérieure à celle du pied.

Téguments finement chagrinés. Un repli occipital et un bourrelet supratympanique prolongé jusqu'à la racine du bras.

Gris sombre en dessus, rembruni sur le museau. Deux bandes latéro-dorsales brunes, irrégulières, estompées sur les flancs, s'unissant entre les yeux pour former une grande tache qui émet un prolongement vers le bord libre de la paupière. Une barre transversale foncée à l'aine, une autre, qui lui est légèrement postérieure et presque parallèle, sur la racine du membre postérieur; une barre sombre peu apparente sur l'avant-bras et le tibia. De nombreuses taches brunes sur les parties latérales de l'abdomen et la face supérieure des cuisses. Face postérieure de celles-ci brune avec des ocelles blanchâtres. Face inférieure des tibias et des pieds foncée.

***Plethodontohyla brevipes* Boulenger, 1882**

P. brevipes Boulenger, 1882, Cat. Batr. Sal. Brit. Mus., éd. 2, p. 474 (Est Betsileo. Holotype B. M.).

Espèce de petite taille (34 mm), tête plus large que longue, museau arrondi, un peu plus long que le diamètre oculaire, canthus obtus, région loréale oblique. Narines équidistantes de l'oeil et de l'extrémité du museau. Tympan peu net.

Doigts courts, les 2 et 4 égaux. Orteils obtus, sans trace de palmure. Tubercule métatarsien interne indistinct. Articulation tarso-métatarsale atteignant le tympan.

Téguments chagrinés, un repli supratympanique net, un autre occipital. Face ventrale lisse.

Uniformément brun en dessus, blanchâtre en dessous avec un pointillé foncé. Gorge rembrunie.

***Plethodontohyla laevis* (O. Boettger, 1913)**

(fig. 332 à 334)

Phrynocara laeve O. Boettger, 1913, in Voeltzkow Reise O-Afr., III, p. 282, pl. 23, fig. 10 (Sakana, Lectotype S. M. F. 4286).

Plethodontohyla laeve tsihanovoensis Angel, 1936, Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris, sér. 2, 8, p. 129 (Forêt de Tsihanovoha Holotype M. H. N. P. 1936—47).

Espèce de taille moyenne (37 mm), tête plus large que longue, museau arrondi, tronqué de profil, un peu plus long que le diamètre oculaire, canthus net. Narines plus proches de l'extrémité du museau que de l'oeil. Espace oeil-narine un peu plus étroit que l'espace internarinal ou inter-orbital. Tympan indistinct.

Doigts obtus, le 2 plus long que le 4. Tubercules sous-articulaires indistincts, un gros prépollex. Orteils allongés, obtus, sans trace de palmure. Tubercules sous-articulaires et métatarsien interne peu distincts. Articulation tibio-tarsienne atteignant le tympan.

Téguments lisses en dessus et en dessous; quelques granulations sur le museau et les paupières.

Brun fauve avec un dessin en X foncé en arrière des yeux, deux taches allongées et une série de taches sombres sur le dos. Repli supratympanique liséré de clair. Jaunâtre en dessous avec des taches sombres sur la gorge, la poitrine et la région abdominale antérieure. Flancs et côtés de la tête tachetés. Pattes postérieures nettement barrées de sombre.

***Plethodontohyla tuberata* (Peters, 1883)**

(fig. 335 à 338)

Phrynocara tuberata Peters, 1883, Sitzber. Ak. Wiss. Berlin., 6, p. 167, fig. (Madagascar).

Plethodontohyla cruscum Angel, 1934, Faune Colonies franç., V, 6, p. 31, fig. 2 (Manjakatampo. Holotype M. H. N. P. 1933—103).

Mantipus angeli Guibé, 1947, Mém. Inst. Sci. Madagascar, sér. A, I, p. 78, fig. 2 à 5 (Madagascar. Holotype M. H. N. P. 181—406).

Espèce de taille moyenne (42 mm), d'aspect massif, à courtes pattes postérieures. Tête petite, plus large que longue, à contour ogival. Museau court, élevé, obtus, tronqué de profil, un peu plus long que le diamètre oculaire, canthus arrondi, région loréale oblique. Narines plus proches de l'extrémité du museau que de l'oeil. Espace oeil-narine égal à l'espace inter-narinal, plus étroit que l'espace interorbital. Tympan peu distinct. Un lobe cutané à l'angle de la paupière supérieure.

Doigts obtus, le 2 et le 4 sensiblement égaux, le 3 aussi long que le museau. Tubercules sous-articulaires grands. Prépollex saillant. Orteils grêles, obtus, sans trace de palmure. Un gros tubercule métatarsien interne. Articulation tarso-métatarsale atteignant à peine l'oeil.

Longueur du corps comprenant 3 fois $1/2$ celle de la tête, 3 fois ou un peu moins celle du tibia, 1 fois $2/3$ celle du tibia + fémur.

Téguments verruqueux ou grossièrement chagrinés sur le dos, lisses ou légèrement granuleux sur l'abdomen. Parfois un repli occipital plus ou moins net.

Brun sur le dos avec des taches sombres entourant les tubercules. Flancs et région inguinale maculés de jaune. Face ventrale jaunâtre marbrée ou tachée de sombre. Gorge du mâle fortement rembrunie. Pattes tachetées de jaune sur fond brun. Une barre transversale foncée sur l'avant bras, la main, le tibia, le tarse et le pied.

La coloration sur le vivant est la suivante, d'après Razahelisoa (1973). "Des taches pigmentaires forment un dessin caractéristique, sorte de hiéroglyphe d'un très beau vert jaune couleur gazon qui tranche sur le fond marron ... Toutefois cette coloration semble présenter un léger dimorphisme sexuel, car chez les mâles le fond marron tire sur le rouge. Chez les individus des deux sexes, la face ventrale est de coloration jaunâtre avec des dessins circulaires de couleur brune."

L'espèce se rencontre sur les Hauts Plateaux, elle est commune en altitude (1500 à 2000 m) dans le massif de l'Andringitra.

Il s'agit d'une forme terrestre qui présente, comme le note Razahelisoa, un cycle annuel comprenant une phase active en saison des pluies où on la trouve sous les pierres, dans les arbres décomposés ou enfouie dans la terre meuble le jour pour en sortir et chasser au crépuscule. Durant la saison sèche l'animal passe par une phase d'hibernation enterré à 30 ou 60 centimètres de profondeur dans les sols meubles.

Le développement est direct, les oeufs sont pondus, vers le mois de janvier, dans de petites loges de quelques centimètres de profondeur creusées dans le sol. On peut y trouver de nombreux têtards qui baignent dans un liquide glaireux provenant vraisemblablement de la masse mucilagineuse dans laquelle les oeufs sont pondus. L'ébauche des pattes postérieures apparaît très rapidement, avant même la résorption du vitellus.

Genre *Rhombophryne* O. Boettger, 1880

Rhombophryne O. Boettger, 1880, Zool. Anz. p. 567.

Pas de dents maxillaires. Vomer divisé, la portion postchoanale en contact direct avec sa symétrique sur la ligne médiane, recouvrant le palatin et portant une longue série de dents. Clavicule absente, procoracoïde grêle, n'atteignant pas le coracoïde. Sternum large, omosternum rudimentaire. Colonne vertébrale procoele. Phalanges terminales en T.

Pupille horizontale. Langue ovale, entière, à peine libre en arrière, avec un repli longitudinal médian se terminant en arrière dans une dépression plissée. Un repli dermique en travers du palais, précédé par une papille arrondie. Doigts obtus. Orteils libres.

Une seule espèce.

Rhombophryne testudo O. Boettger, 1880

(fig. 339 à 341)

R. testudo O. Boettger, 1880, Zool. Anz., p. 567 et 1881, Abh. Senckb. Naturf. Ges., 12, p. 496, pl. 4, fig. 15 (Nosy Bé. Lectotype S. M. F. 4241).

Espèce de taille moyenne (45 mm), d'aspect massif. Tête environ deux fois aussi large que longue, déprimée, museau arrondi, canthus obtus, région loréale très oblique. Narines un peu plus proches de l'oeil que de l'extrémité du museau. Espace oeil-narine 2 fois 1/2 aussi large que la paupière supérieure. Tympan distinct.

Doigts courts, obtus, déprimés. Un gros tubercule carpal. Orteils courts, déprimés, plus ou moins spatulés à l'extrémité, le 5 plus court que le 3. Tubercules sous-articulaires peu marqués, un gros tubercule métatarsien interne. Articulation tibio-tarsienne atteignant au plus le tympan.

Téguments dorsaux avec de nombreux et fins replis courts, disposés en séries plus ou moins longitudinales. Une paire de plis allongés à partir de la région otique convergent vers l'arrière. Un repli supratympanique net, prolongé vers l'avant sur le canthus. Extrémité du museau, angle des mâchoires et menton avec des pustules ou de très courts barbillons. Pattes pustuleuses. Abdomen granuleux.

Brun rougeâtre avec quelques taches ou vermiculations sombres. Les replis et les verrucosités plus claires. Régions loréale et temporale rembrunies. Pattes indistinctement barrées, une bande sombre sur la face postérieure de la cuisse. Abdomen brun jaunâtre avec ou sans marque blanche.

L'espèce est signalée de Nosy Bé, du massif du Marojezy et de l'île de la Réunion.

Genre ***Cophyla*** O. Boettger, 1880

Cophyla O. Boettger, 1880, Zool. Anz., p. 281.

Dents maxillaires présentes. Vomer divisé, la portion postchoanale petite, fusionnée avec sa symétrique en une petite plaque impaire, médiane, portant quelques dents. (fig. 342). Clavicule absente, procoracoïde réduit à sa portion médiane qui repose sur le coracoïde. Sternum en lame cartilagineuse, omosternum présent. Colonne vertébrale procoele (fig. 343). Phalanges terminales en X.

Pupille horizontale. Langue ovale, entière. Extrémités des doigts et des orteils dilatées, ces derniers palmés à la base.

Cophyla phyllodactyla O. Boettger, 1880

(fig. 342 à 347)

Cophyla phyllodactyla O. Boettger, 1880, Zool. Anz., p. 182 (Nosy Bé. Lectotype S. M. F. 4296).

Espèce de petite taille (30 mm), tête déprimée aussi ou un peu plus large que longue, museau arrondi, égal au diamètre transversal de l'oeil, canthus

obtus, région loréale haute, oblique. Narines plus proches de l'extrémité du museau que de l'oeil. Espace oeil-narine plus étroit que l'espace inter-narinal ou interorbital, égal environ au demi diamètre de l'oeil. Tympan indistinct.

Doigts à grandes dilatations terminales pourvues dorsalement d'un sillon médian. Doigt 1 très réduit. Tubercules sous-articulaires et carpal nets, prépollex développé. Orteils à grandes dilatations, comme celles des doigts. Palmure étendue jusqu'aux tubercules sous-articulaires basaux. Articulation tibio-tarsienne atteignant l'oeil.

Longueur du corps comprenant plus de 3 fois celle de la tête, 2 fois 1/4 celle du tibia et 1 fois 1/4 celle du tibia + fémur.

Téguments lisses en dessus, granuleux sur l'abdomen et la face inférieure des cuisses.

La coloration est très variable et peut se rapporter à trois grands types.

1 — Gris brunâtre avec des taches foncées formant une barre entre les yeux et un triangle ou un dessin en M sur le dos. Pattes postérieures plus ou moins nettement barrées transversalement.

2 — Même teinte de fond mais avec des marbrures claires, irrégulières, réparties sur le dos. Pattes postérieures nettement barrées transversalement.

3 — Teinte de fond rougeâtre pouvant masquer complètement tout dessin dorsal.

L'espèce est connue de Nosy Bé, de Nosy Komba et de la Montagne d'Ambre.

Genre *Paracophyla* Millot et Guibé, 1951

Paracophyla Millot & Guibé, 1951, Mém. Inst. Sci. Madagascar, sér. A, V, 1, p. 209, fig.

Pas de dents vomériennes. Dents maxillaires présentes. Clavicule absente, procoracoïdes réduits à leur portion interne, de forme anguleuse, reposant par une de leurs extrémités sur le coracoïde. Omosternum absent, sternum en large plaque cartilagineuse. Phalanges terminales en Y.

Pupille horizontale. Langue entière. Doigts largement dilatés à l'extrémité. Orteils palmés.

Paracophyla tuberculata Millot et Guibé, 1951

(fig. 348 à 351)

Paracophyla tuberculata Millot & Guibé, 1951, Mém. Inst. Sci. Madagascar, sér. A, V, 1, p. 209, fig. (Forêt de Périnet. Holotype M. H. N. P. 1957—715).

Espèce de petite taille (17 mm). Pas de dents vomériennes, choanes très étroites, presque entièrement cachées sous le rebord maxillaire. Tête plus large que longue, museau anguleux, tronqué verticalement de profil, canthus arrondi, région loréale haute, verticale. Narines plus proches de l'extrémité du museau que de l'oeil. Espace oeil-narine plus étroit que l'espace internarinal ou interorbital, égal au demi diamètre oculaire. Tympan indistinct.

Doigts courts, à larges dilatations terminales sauf au 1. Tubercules sous-articulaires peu marqués. Orteils trapus, à dilatations plus étroites que celles des doigts, palmés à la base. Articulation tibio-tarsienne atteignant l'oeil.

Téguments chagrinés, avec des tubercules arrondis sur le dos, les flancs et les membres. Sur la tête un petit tubercule à l'extrémité du museau, deux autres entre les yeux et une série alignée le long du bord palpébral. Un tubercule à la commissure buccale et trois autres disposés en triangle sur la région occipitale. Gorge et poitrine chagrinées, abdomen et face postérieure des cuisses granuleux.

Noirâtre à reflets bruns, une barre plus foncée entre les yeux, envahissant la moitié postérieure des paupières, un chevron foncé, à pointe antérieure sur la région scapulaire et un autre sur la région sacrée. Région périanale noire bordée de blanc. Flancs et région inguinale éclaircis. Membres barrés transversalement en dessus de noir liséré de blanc. Gorge et poitrine densément pointillées de noir. Abdomen et pattes postérieures brunâtre en dessous avec des punctuations blanchâtres.

Récemment R. Blommers-Schlösser (1975) signale la capture de plusieurs individus dans la forêt de Périnet à l'aisselle des feuilles du *Pandanus* et *Crinum*.

Genre *Madecassophryne* Guibé, 1974

Madecassophryne Guibé, (1973) 1974, Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris, sér. 3, n° 171, Zool. 116, p. 1190, fig. 14.

Dents vomériennes et maxillaires absentes. Clavicule et procoracoïde absents, sternum et omosternum cartilagineux, à contours mal définis. Pupille horizontale. Langue entière. Doigts et orteils obtus.

Colonne vertébrale procoele. Vertèbres à centrum plus large que long, diapophyses de V2, V3 et V4 longues, fortes, les suivantes plus courtes et plus grêles, celles de V7 et V8 inclinées vers l'avant. Urostyle articulé par deux condyles.

Crâne large. Nasaux réduits, largement, séparés l'un de l'autre. Fronto-pariétaux étroits, séparés par une large fontanelle. Sphénethmoïde impair,

dépassant largement les frontopariétaux et prolongé dans la région nasale en forme de rostre. Vomer très réduit, sans processus postérieur. Palatins développés, séparés sur la ligne médiane. Squamosal à processus zygomatique et supérieur développés. Carpe à 5 os, tarse à 2 os. Phalanges terminales obtuses.

***Madecassophryne truebae* Guibé, 1974**

(fig. 352 à 359)

Madecassophryne truebae Guibé, (1973) 1974, Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris, ser 3, n° 171, Zool. 116, p. 1192, fig. 14 (Chaînes Anosyennes. Holotype Génotype M. H. N. P. 1973—1149, paratypes M. H. N. P. 1973—1150 à 1173).

Espèce de petite taille (♂ 20 mm, ♀ 23 mm), tête un peu plus large que longue, museau court, ogival, arrondi de profil, sensiblement aussi long que le diamètre oculaire, canthus arrondi, région loréale haute, concave. Narines équidistantes de l'oeil et de l'extrémité du museau. Espace oeil-narine un peu plus étroit que l'espace internarinal, égal à l'espace inter-orbital. Tympan distinct.

Doigts obtus, longs, les 3 et 4 égaux. Tubercules sous-articulaires indistincts. Orteils longs, obtus, sans trace de palmure. Tubercules sous-articulaires et métatarsien interne peu marqués. Articulation tibio-tarsienne atteignant l'oeil.

Longueur du corps comprenant moins de 3 fois celle de la tête, 2 fois celle du tibia, égale à celle du tibia + fémur.

Téguments chagrinés sur le dos et les flancs avec de gros tubercules mousses épars. Face inférieure des flancs granuleuse.

Teinte générale sombre avec sur le dos un dessin plus foncé en forme de croix délimitant 4 taches plus claires au niveau des régions scapulaires et inguinales. Dessous blanchâtre, saupoudré de noir sur la gorge, la poitrine et parfois l'abdomen. Pattes barrées transversalement de foncé, le dessus des cuisses jaunâtre. Certains individus sont presque uniformément noir en dessous.

Les femelles matures renferment de très gros oeufs de plus de 2,5 mm de diamètre. Les mâles ont un sac gulaire renflé.

L'espèce n'est connue que de la localité type.

Genre ***Microhyla* Tschudi, 1838**

Microhyla Tschudi, 1838, Mém. Soc. sci. Neufchatel, II, p. 38 et 72 (1839).

Vomer divisé, la portion postchoanale absente. Palatins présents ou absents. Clavicule et procoracoïde absents. Sternum cartilagineux. Colonne vertébrale procoele.

Pupille horizontale. Langue entière, ovale. Doigts avec ou sans dilata-tions terminales.

***Microhyla palmata* Guibé, 1974**

(fig. 360 à 364)

Microhyla palmata, Guibé. (1973), 1974, Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris, sér. 3, n° 171, Zool. 116, p. 1188, fig. 13 (Chaînes Anosyennes. Holotype et paratypes M. H. N. P. 1973—1146 et 1973—1148 et 1149).

Espèce de petite taille (21 mm), tête triangulaire, aplatie, museau anguleux, arrondi de profil, canthus indistinct, région loréale oblique. Oeil petit. Narines plus proches de l'extrémité du museau que de l'oeil. Espace oeil-narine plus étroit que l'espace interorbital, sensiblement égal à l'espace internarinal. Tympan indistinct.

Doigts robustes, obtus, le 1 rudimentaire, le 3 plus long, élargi. Tubercules sous-articulaires indistincts. Orteils légèrement renflés à l'extrémité, le 5 nettement plus court que le 3. Palmure entière, peu échancrée. Tubercule métatarsien interne petit. Articulation tibio-tarsienne atteignant l'extrémité du museau.

Téguments grossièrement et irrégulièrement granuleux sur le dos et les membres. Entièrement lisses en dessous.

Brunâtre sur le dos, les membres, la gorge et la poitrine. Abdomen et face inférieure des cuisses avec des taches foncées irrégulières, le reste des pattes comme le dos avec des barres transversales plus ou moins nettes.

Dents vomériennes et maxillaires absentes. Clavicules et procoracoïdes absents. Sternum cartilagineux avec des traces de calcifications diffuses.

Vertèbres à corps plus large que long. Premières diapophyses longues et robustes, les dernières courtes et inclinées vers l'avant. Diapophyses sacrées élargies. Les processus cylindriques de l'ilion dépassent largement vers l'avant les diapophyses sacrées.

Crâne large, fortement ossifié. Nasaux grands, contigus. Frontopariétaux étroitement séparés l'un de l'autre, à bords latéraux convexes, un peu rétrécis en avant. Sphénethmoïde court et large, ne dépassant pas les frontopariétaux. Parasphénoïde large, court, à bords sinueux. Palatins rudimentaires, soudés au sphénethmoïde. Maxillaire supérieur sans apophyse palatine. Région prootique robuste, large. Squamosal à processus zygomatique et supérieur rudimentaires. Carpe à 5 os, tarse à 2 os. Phalanges terminales obtuses.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Ahl, E. (1925): Herpetologische Notizen. Zool. Anz., 75, 1/2, p. 18—20.
- (1926): Neue Eidechsen und Amphibien. Ibid., 67, 7/8, p. 186—192.
- (1928): Neue Frösche der Gattung *Rhacophorus* aus Madagascar. Ibid., 75, 11/12, p. 311—318.
- (1929): Beschreibung neuer Frösche aus Madagascar. Mitt. Zool. Mus. Berlin, 14, 3/4, p. 471—484.
- (1930): Zur Kenntnis der *Megalixalus*-Arten Madagascars und der umliegenden Inseln. Ibid., 16, p. 523—529.
- (1931): Amphibia. Anura III: Polypedatidae; in: Das Tierreich, Lief. 55.
- Anderson, L. G. (1906—1907): Reptiles and Batrachians from north-west of Madagascar, collected by Kaudern. Ark. Zool. Stockholm, 7, n° 7, p. 1—15.
- Angel, F. (1925): Liste des Reptiles et Amphibiens rapportés de Madagascar par M. G. Petit. Description d'un Batracien nouveau de la famille des Discophidés. Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris, 31, p. 60—64, figs.
- (1929): Matériaux de la mission G. Petit à Madagascar. Description de trois Batraciens nouveaux appartenant aux genres *Mantidactylus* et *Gephyromantis*. Ibid., sér. 2, 1, p. 358—362.
- (1930): Description de deux espèces nouvelles de Batraciens de Madagascar appartenant au genre *Pseudohemius*. Ibid., sér. 2, 2, p. 70—74.
- (1930): Description d'un Batracien nouveau de Madagascar appartenant au genre *Mantidactylus*. Ibid., sér. 2, 2, p. 619—620.
- (1930): Sur la validité du genre *Gephyromantis* (Batracien) et diagnose de deux espèces et d'une variété nouvelle de ce genre. Bull. Soc. zool. France, 55, p. 548—553.
- (1931): Tableau des espèces actuellement connues du genre *Gephyromantis*. Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris, sér. 2, 3, p. 737—739.
- (1934): Sur une collection de Reptiles et de Batraciens de Madagascar. Faune Colonies franç., 5, fasc. 6, p. 311—320.
- (1934): Description d'un Vipéridé nouveau du Congo et de deux Batraciens de Madagascar. Bull. Soc. zool. France, 59, p. 169—172.
- (1934): Reptiles et Batraciens de Madagascar et description d'une espèce nouvelle du genre *Rhacophorus*. Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris, sér. 2, 6, p. 247—249.
- (1935): Batraciens nouveaux de Madagascar récoltés par M. R. Catala. Bull. Soc. zool. France, 60, p. 202—207.
- (1935): Contribution à l'étude faunistique de la réserve naturelle du Manempetsa (Madagascar): Reptiles et Batraciens. Ann. Sci. nat. zool. Paris, 10, 18, p. 470—473.
- (1936): Matériaux herpétologiques recueillis à Madagascar par M. R. Heim, chargé de mission. Description de deux formes nouvelles. Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris, sér. 2, 8, p. 125—129.
- (1937): Une Grenouille nouvelle de Madagascar appartenant au genre *Mantidactylus*, Ibid., sér. 2, 9, p. 178—179.
- (1938): Description d'un Amphibien nouveau de Madagascar appartenant au genre *Plethodontohyla*. Ibid., sér. 2, 10, p. 260—261.

- Angel, F. (1938): Sur quelques Amphibiens de Madagascar. Description d'un *Mantidactylus* nouveau. Ibid., sér. 2, 10, p. 480—490.
- (1939): Reptiles et Batraciens de Madagascar et de la Réunion. Description d'un serpent nouveau du genre *Alluaudina*. Ibid., sér. 2, 11, p. 536—538.
- (1950): Reptiles et Amphibiens de Madagascar et des îles voisines, faisant partie des collections du Musée zoologique de Strasbourg. Ibid., sér. 2, 22, p. 553—558.
- Angel, F., et J. Guibé (1945): Tableau des espèces actuellement connues du genre *Pseudohemius* (Batraciens de Madagascar) et description d'une espèce nouvelle: *P. pustulosus* n. sp. Bull. Soc. zool. France, 70, p. 150—154, fig.
- Arnoult, J. (1952): Reptiles, Batraciens et Poissons d'ornement de Madagascar. Le Naturaliste malgache, 4, p. 123—131.
- ([1965] 1966): Contribution à l'étude des Batraciens de Madagascar. Ecologie et développement de *Mantella aurantiaca* Mocquard. Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris, sér. 2, 37, p. 931—940, figs.
- Arnoult, J., et R. Bauchot (1963): Compte-rendu de mission à Madagascar (oct. 1962—janv. 1963). Ibid., sér. 2, 35, p. 219—227.
- Arnoult, J., et M. Razarihelisoa (1966): Contribution à l'étude des Batraciens de Madagascar. Ecologie et forme larvaire de *Rhacophorus goudoti* (Tschudi). Ibid., sér. 2, 38, p. 112—127, figs.
- (1967): Contribution à l'étude des Batraciens de Madagascar du genre *Mantidactylus*: adultes et formes larvaires de *M. betsileanus* (Blgr.), *M. curtus* (Blgr.) et *M. alutus* (Peracca). Ibid., sér. 2, 37, p. 471—487, figs.
- Barbour, T. (1918): Amphibia and Reptilia from Madagascar. Bull. Mus. Comp. Zool. Cambridge, 61, 14, p. 480—489.
- Blommers-Schlösser, R. M. A. (1971): Caryotype de *Anodontohyla montana* Angel (Anura, Microhylidae) du massif de l'Andringitra (Madagascar). Terre malgache, n° 10, p. 261—265, figs.
- (1975): A unique case of matin behavior in a malagasy tree Frog, *Gephyromantis liber* (Peracca), with observations on the larval development (Amphibia, Ranidae). Beaufortia, 23, n° 296, p. 15—25, figs.
- (1975): Observations on the larval development of some Malagasy Frogs, with notes on their ecology and biology (Anura, Discophinae, Scaphiophryninae, Cophilinae). Ibid., 24, n° 309, p. 7—26, figs.
- Blommers-Schlösser, R. M. A., et K. Bachmann (1975): Nuclear D. N. A. of the Frogs of Madagascar. Zool. Anz., 194, 1/2, p. 13—21, figs.
- Blommers-Schlösser, R. M. A., et C. P. Blanc (1972): Existence d'une variabilité chromosomique intraspécifique chez *Pseudohemius madagascariensis* Blgr. (Batracien, Ranidé), Bull. Soc. zool. Franc, 97, 1, p. 21—24, figs.
- Boettger, O. (1877): Die Reptilien und Amphibien von Madagascar. Abhandl. Senckenb. Natur. Gesellsch., 11, p. 1—56, pls.
- (1879): Die Reptilien und Amphibien von Madagascar. Ibid., zweiter Nachtrag, Bd. 11, p. 457—497.
- (1881): Die Reptilien und Amphibien von Madagascar. Ibid., dritter Nachtrag, Bd. 12, p. 435—558, figs.
- (1880): Diagnoses Reptilium et Batrachiorum novorum à Carolo Ebenau in Insula Nossi Be Madagascarensi collectorum. Zool. Anz., 3, p. 279—283.

- Boettger, O. (1880): Diagnoses Reptilium et Batrachiorum novorum insulae Madagascar. Ibid., 3, p. 567—568.
- (1881): Diagnoses Reptilium et Batrachiorum novorum ab ill. Dr. Christ. Rutenberg in insula Madagascar collectorum. Ibid., 4, p. 46—48.
- (1881): Diagnoses Reptilium et Batrachiorum novorum ab ill. Antonio Stumpff in insula Nossi Be Madagascariense collectorum. Ibid., 4, p. 258—361.
- (1881): Diagnoses Reptilium et Batrachiorum novorum de insula Nossi Be Madagascariense. Ibid., 4, p. 650.
- (1882): Diagnoses Reptilium et Batrachiorum novorum insulae Nossi Be Madagascariensis. Ibid., p. 478—480.
- (1892): Katalog der Batrachier-Sammlung im Museum der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft in Frankfurt am Main.
- (1913): Reptilien und Amphibien von Madagascar, den Inseln und dem Festland Ostafrika; in: Voeltzkow, Reise Ostafrika, Bd. 3, Heft 4.
- Bokermann, W. C. A. (1952): Microhylidae da coleção do Departamento de Zoologia (Amphibia-Anura). Pap. Dep. zool. Sec. Agric. São Paulo, 10, p. 271—292, figs.
- Boulenger, G. A. (1881): Description of a new species of Frog from Madagascar (*Rana guttulata*). Ann. Mag. Nat. Hist., sér. 8, 7, p. 360—361.
- (1882): Catalogue of the Batrachia Salienta s. Caudata in the collection of the British Museum, éd. 2.
- (1888): Description of new reptiles and batrachians from Madagascar. Ann. Mag. Nat. Hist., sér. 6, 1, p. 101—107, fig.
- (1889): Description of new reptiles and batrachians from Madagascar. Ibid., sér. 6, 4, p. 224—248.
- (1895): A new genus of Frog peculiar to Madagascar. Ibid., sér. 6, 15, p. 450.
- (1896): Description of two new Frogs obtained in Madagascar by Dr. Forsyth Major. Ibid., sér. 6, 18, p. 420.
- (1896): Description of new Batrachians in the British Museum. Ibid., sér. 6, 18, p. 403.
- (1904): Description of a new Frog of the family Discophidae, and a list of the genera and species of the family. Ibid., sér. 7, 13, p. 42.
- (1918): On the Madagascar Frogs of the genus *Mantidactylus*. Proc. Zool. Soc. London, 19, p. 257—260.
- Cope, E. D. (1868): Second supplement on some new Raniformia from old world. Proc. Acad. Philadelphia, 20, p. 138.
- Daudin, F. M. (1802): Histoire naturelle des Grenouilles, Rainettes et Crapauds.
- (1803): Histoire des Reptiles.
- Decary, R. (1946): Animaux de Madagascar. Ann. Mus. Colon. Marseille, 6, 4, p. 234.
- Duméril, A. (1853): Mémoire sur les Batraciens anoures de la famille des Hylaeiformes. Ann. Sci. nat. Paris, 3, 19, p. 154—158, pl.
- Duméril, A. M. et G. Bibron (1842): Erpétologie générale. T. 8.
- Grandidier, A. (1870): Description de quelques Reptiles nouveaux découverts à Madagascar en 1870. Ann. Sci. nat. Paris, 5, 15, art. 20.

- Grandidier, A. (1875): Description d'un nouveau Batracien de Madagascar. Ibid., 6, 11, art. 6.
- (1877): Notes sur deux variétés de *Discophus insularis*. Soc. philom. Paris, sér. 7, 1, p. 41.
- Grandidier, G., et G. Petit (1932): Zoologie de Madagascar.
- Grandison, A. G. C. (1953): A new species of Rhacophorid Frog from Madagascar. Ann. Mag. Nat. Hist., sér. 12, 6, p. 885—857, fig.
- Günther, A. (1858): Catalogue of the Batrachia salientia in the collection of the British Museum.
- (1864): Zool. Record, 1, p. 130.
- (1868): On new Batrachians. Proc. Zool. Soc. London, p. 485.
- (1877): Description of some new species of Reptiles from Madagascar. Ann. Mag. Nat. Hist, sér. 4, 19, p. 313—317.
- Guibé, J. (1945): A propos du genre *Gephyromantis* (Batraciens). Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris, sér. 2, 17, p. 383—384, fig.
- (1946): Sur la validité de *Mantipus laevipes* (Mocquard) (Batracien. Microhylidés). Ibid. sér. 2, 18, p. 50—51, fig.
- (1947): Trois *Gephyromantis* nouveaux de Madagascar (Batraciens). Ibid., sér. 2, 19, p. 151—156.
- (1947): Variation de la ceinture scapulaire chez les espèces appartenant aux genres *Mantipus* et *Plethodontohyla* (Batracien) Ibid., sér. 2, 19, p. 261—264, figs.
- (1947): Description d'un Batracien nouveau de Madagascar (*Boophis laurenti* n. sp.), et synonymie de plusieurs espèces du genre *Boophis*. Ibid., sér. 2, 19, p. 438—439.
- (1947): Contribution à l'étude du genre *Mantipus*. Mém. Inst. Sci. Madagascar, sér. A, 1, p. 79—80, fig.
- (1948): La répartition géographique des Batraciens de Madagascar. Ibid., sér. A, 1, p. 177—179.
- (1948): Etude comparée des espèces *lugubris*, *femoralis* et *cowani* appartenant au genre *Mantidactylus* (Batraciens). Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris, sér. 2, 20, p. 235—238.
- (1950): Description d'un Batracien nouveau pour la faune malgache: *Platypelis milloti* n. sp. (Microhylidés). Ibid. sér. 2, 22, p. 214.
- (1952): Recherches sur les Batraciens de Madagascar. Mém. Inst. Sci. Madagascar, sér. A, 7, p. 109—116, figs.
- (1953): Deux *Hyperolius* nouveaux pour la faune malgache (Batraciens). Le Naturaliste malgache, 5, p. 101—103.
- (1953): Au sujet de l'introduction de *Rana tigrina* Daudin à Madagascar. Ibid., 5, p. 241—242.
- (1953): Répartition géographique des Batraciens de Madagascar. C. R. Soc. Biogéog. N. S., 1, p. 167—169.
- (1956): La position systématique des genres *Pseudohemismus* et *Scaphiophryne* (Batraciens). Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris, sér. 2, 28, p. 180—182, figs.
- (1964): Révision des espèces du genre *Mantella* (Amphibiens. Ranidae). Senck. Biol., 45, 3/5, p. 259—264, figs.

- Guibé, J. ([1973] 1974): Batraciens nouveaux de Madagascar. Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris, sér. 3, n° 145, Zool. 109, p. 1009—1017, figs.
- ([1973], 1974): Batraciens nouveaux de Madagascar. Ibid., sér. 3, n° 171, Zool. 116, p. 1171—1192, figs.
- (1974): Le statut générique de quelques Batraciens malgaches. Ibid., sér. 3, n° 262, Zool. 188, p. 524—527, figs.
- Hewitt, J. R. (1911): A comparative review of the amphibian fauna of south Africa and Madagascar, with some suggestions regarding their former lines of dispersal. Ann. Transv. Mus./Pretoria, 3, 1, p. 29—39.
- Inger, R. F. (1967): The development of a phylogeny of Frogs. Evolution 12, p. 370—384.
- Kluge, A. G., et J. S. Faris (1969): Quantitative phyletics and the evolution of anurans. Syst. Zool., 18, p. 1—32, figs.
- Kuhl, H. et J. K. van Hasselt (1822): Aus einem Schreiben von Dr. Kuhl und Dr. van Hasselt aus Java. Isis, p. 476.
- Laurent, R. (1943): Contribution à l'ostéologie et à la systématique des Rhacophorides non africains. Bull. roy. Mus. Hist. nat. Belgique, 19, 5, p. 1—86, figs.
- (1943): Sur la position systématique et l'ostéologie du genre *Mantidactylus*. Ibid., 19, 5, p. 1—8, figs.
- (1946): Mise au point sur la taxonomie des Ranidés. Rev. Zool. Bot. afr., 39, 4, p. 336—338.
- (1944): Contribution à l'ostéologie et à la systématique des Rhacophoridés africains. 2ème note. Ibid., 38, 1/2, p. 111—138, figs.
- (1951): Sur la nécessité de supprimer la famille des Rhacophoridés mais de créer celle des Hyperoliidés. Ibid., 45, 1, p. 116—122.
- Methuen, P. A. (1914): Description of a new snake from the Transvaal together with a new diagnosis and key of the genus *Xenocalamus* and of some Batrachians from Madagascar. Proc. Zool. Soc. London. p. 349—355.
- Methuen, P. A., et J. Hewitt (1913): On a collection of Batrachia from Madagascar made during the year 1911. Ann. Transv. Mus., Pretoria, 4, 2, p. 50—51, fig.
- Millot, J., et J. Guibé (1951): Batraciens malgaches à biotope végétal. Mém. Inst. Sci. Madagascar, sér. A, 5, 1, p. 197—212, figs.
- (1950): Les batraciens du nord de l'Andringitra (Madagascar). Ibid., sér. A, 4, 1, p. 197—206, figs.
- Mocquard, F. (1895): Sur une collection de Reptiles recueillis à Madagascar par M. M. Alluaud et Belly. Bull. Soc. philom. Paris, sér. 8, 7, p. 112—136, figs.
- (1894—1895): Sur les Reptiles recueillis à Madagascar de 1867 à 1885 par A. Grandidier. Ibid., sér. 8, 7, p. 93—111.
- (1899—1900): Nouvelle contribution à la faune herpétologique de Madagascar. Ibid., sér. 9, 2, p. 92—111, pls.
- (1901): Note préliminaire sur une collection de Reptiles et de Batraciens recueillis par M. Alluaud dans le sud de Madagascar. Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris, 7, p. 251—255.

- Mocquard, F. (1902): Sur une collection de Reptiles et de Batraciens recueillis par M. Alluaud dans le sud de Madagascar. Bull. Soc. philom. Paris, sér. 9, 4, p. 5—25, pls.
- (1909): Synopsis des Familles, Genres et Espèces des Reptiles écailleux et des Batraciens de Madagascar. Nouv. Arch. Mus. Paris, sér. 5, 1, p. 1—110.
- Müller, F. (1892): Siebenter Nachtrag zum Katalog der herpetologischen Sammlung des Basler Museum. Verhandl. Naturf. Gesellsch. X, p. 197—198.
- Nieden, F. (1926): Amphibia. Anura II — Engystomatidae, in: Das Tierreich, Lief. 49.
- Noble, G. K. (1940): A new species of Brevicipited Frog from Madagascar. Proc. New England Zool. Club, 18, p. 27—29.
- Noble, G. K., et H. W. Parker (1925): A synopsis of Brevicipitid Toads of Madagascar. Amer. Mus. Novit. New York, n° 232, p. 1—21, figs.
- Parker, H. W. (1925): New and rare Reptiles and Batrachians from Madagascar. Ann. Mag. Nat. Hist., sér. 9, 16, p. 390—394.
- (1934): Monograph of the Frogs of the family Microhylidae. London.
- Peracca, M. G. (1892): Descrizione di nuove specie di Rettili e anfibi di Madagascar. Boll. Mus. Zool. Anat. Comp. Torino, 8, n° 112, p. 1—5, pl.
- (1893): Descrizione di nuove specie di Rettili e anfibi di Madagascar. Ibid., 8, n° 156, p. 1—16.
- Peters, W. C. H. (1874): Ueber neue Amphibien. Monatsb. Akad. Wiss. Berlin, p. 618—620.
- (1880): Ueber die von Herrn J. M. Hildebrandt auf Nossi Be und Madagascar gesammelten Säugetiere und Amphibien. Ibid., p. 508—511.
- (1883): Ueber die *Mantipus* und *Phrynocara*, zwei neue Batrachiergattungen aus dem Hinterlasse des Reisenden Hildebrandt von Madagascar. Sitzungsber. k. Akad. Wiss. Berlin, p. 165—168.
- Rapp, W. von (1842): Neue Batrachier. Arch. Naturgesch., 15, p. 289.
- Razarihelisoa, M. (1973): Contribution à l'étude des batraciens de Madagascar. Ecologie et comportement fouisseur du "Sahondokoro" *Plethodontohyla tuberosa* Peters, batracien anoure du centre de Madagascar. Ann. Université Madagascar, Sciences de la Nature et Mathématiques. n° 10, p. 103—105.
- Roux, J. (1935): Sur un nouveau Batracien de Madagascar (*Mantella loppei* n. sp.). Bull. Soc. Zool. France, 60, p. 441—443.
- Schiøtz, A. (1967): The Treefrogs (Rhacophoridae) of West Africa. Spolia Zool. Mus. Hauniensis, Copenhagen, 22, p. 1—346, figs.
- Steindachner, F. (1864): Batrachologische Mittheilungen. Verh. Zool. Bot. Ges. Wien. 14, p. 266—268.
- (1882): Batrachologische Beiträge. Sitzber. Akad. Wiss. Wien. 85, p. 188—193.
- Thominot, A. (1889): Observations sur quelques Reptiles et Batraciens de la collection du Muséum d'Histoire naturelle de Paris. Bull. Soc. philom. Paris, sér. 8, 1, p. 21—30.
- Trevawas, E. (1933): The Hyoid and Larynx of the Anura. Phil. Trans. roy. Soc. London. Sér. B, 222, p. 401—526, figs.
- Tschudi, J. J. (1839): Classification des Batraciens. Mém. Soc. Sci. nat. Neuchâtel., t. 2.

- V a i l l a n t, L. (1885): Sur quelques Batraciens de Nossi-Bé (Madagascar) appartenant à la collection du Muséum. Bull. Soc. philom. Paris. sér. 7, 9, p. 115—118.
- V i e u, R. (1963): Extension probable de l'aire de répartition à Madagascar de *Rana tigrina* Daudin (Batracien introduit par les Indous ou les Chinois). Le Naturaliste malgache, 13, p. 274—275.
- W a g l e r, J. (1830): Natürliches System der Amphibien.
- W e r n e r, F. (1901): Beschreibung neuer Dendrobatiden. Mit einer Revision dieser Batrachier-Familie. Verhandl. k. k. nat. Zool. Gesell. Wien. 51, p. 622—634.

INDEX

- aerumnalis, *Mantidactylus* 44
 aerumnalis, *Rana* 44
 aglavei, *Rhacophorus* 62
 Aglyptodactylus 12
 albilabris, *Rhacophorus* 71
 albiventer, *Rhacophorus* 68
 albofrenata, *Rana* 31
 albofrenatus, *Mantidactylus* 31
 albugularis, *Gephyromantis* 56
 albuguttatus, *Heterixalus* 86
 alluaudi, *Discophus* 125
 alluaudi, *Plethodontohyla* 125
 alticola, *Platyhyla* 117
 alticola, *Platypelis* 117
 aluta, *Rana* 38
 alutus, *Mantidactylus* 38
 ambohitombi, *Mantidactylus* 42
 ambreensis, *Mantidactylus* 26
 anceps, *Rhacophorus* 78
 andrangoloaka, *Rhacophorus* 74
 andringitraensis, *Rhacophorus* 76
 angeli, *Mantipus* 127
 anguliferus, *Mantipus* 102
 Anodonthyla 102
 Anodonthyla 102
 antanosi, *Eucnemis* 85
 antongili, *Discophus* 93
 arboreus, *Rhacophorus* 69
 arnoulti, *Hyperolius* 91
 argenteus, *Mantidactylus* 31
 asper, *Mantidactylus* 25
 aspera, *Rana* 25
 attemsi, *Mantella* 83
 aurantiaca, *Mantella* 82
 barbouri, *Platypelis* 119
 baroni, *Mantella* 83
 bellyi, *Mantidactylus* 36
 beloensis, *Discophus* 95
 bertini, *Gephyromantis* 51
 betsileana, *Rana* 41
 betsileanus, *Mantidactylus* 41
 betsileo, *Dendrobates* 83
 betsileo, *Eucnemis* 87
 betsileo, *Mantella* 83
 bicalcaratus, *Gephyromantis* 55
 bicalcaratus, *Rhacophorus* 55
 bipora, *Rana* 35
 biporus, *Mantidactylus* 35
 bipunctatus, *Mantipus* 100
 blanci, *Gephyromantis* 48
 blommersae, *Gephyromantis* 57
 boettgeri, *Megalixalus* 86
 boettgeri luteostriata, *Megalixalus* 87
 boettgeri, *Rhacophorus* 69
 Boophis 59
 boulengeri, *Anodonthyla* 102
 boulengeri, *Gephyromantis* 53
 boulengeri, *Rhacophorus* 65
 bourgati, *Mantidactylus* 40
 brachychir, *Rhacophorus* 73
 brauni, *Mantidactylus* 36
 brevipalmatus, *Mantidactylus* 33
 brevipes, *Plethodontohyla* 126
 brevirostris, *Rhacophorus* 74
 brevis, *Calophrynus* 10
 brunneus, *Mantidactylus* 45
 brygooi, *Rhacophorus* 70
 calcaratus, *Calophrynus* 107
 calcaratus, *Pseudohemismus* 107
 callichromus, *Rhacophorus* 76
 Callula 122
 Calohyla 122
 Calophrynus 105
 catalai, *Mantidactylus* 25
 catalai, *Rhacophorus* 68
 ceratophrys, *Mantidactylus* 25
 Cophyla 115, 122, 129
 coudreaui, *Plethodontohyla* 125
 cowani, *Mantella* 83
 cowani, *Platypelis* 121
 cowani, *Rana* 21
 crossleyi, *Polypedates* 65
 crusculum, *Plethodontohyla* 127

- curta, Rana 42
 curtus, Mantidactylus 42
 decaryi, Gephyromantis 49
 decaryi leucocephala,
 Gephyromantis 49
 delormei, Mantidactylus 44
 depressiceps, Mantidactylus 23
 depressiceps, Rhacophorus 23
 difficilis, Rhacophorus 65
 Discophus 92
 domerguei, Gephyromantis 47
 douliouti, Rhacophorus 65

 ebenauui, Dendrobates 83
 eiselti, Gephyromantis 58
 elegans, Gephyromantis 51
 elegans, Mantidactylus 30
 elegans, Rhacophorus 30
 erythrodactylus, Hyperolius 90
 Eucnemis 84, 87

 fasciolatus, Rhacophorus 76
 femoralis, Mantidactylus 26
 femoralis, Rana 26
 femoralis, Rhacophorus 68
 flavicrus, Mantidactylus 29
 flavicrus, Rana 29
 flavoguttatus, Rhacophorus 72
 frenatus, Mantidactylus 32
 friedrichsi, Hyperolius 90
 fumigatus, Rhacophorus 41

 Gephyromantis 45
 gephyromantis, Rhacophorus 53
 glandulosus, Mantidactylus 43
 goudoti, Boophis 71
 goudoti, Rhacophorus 71
 goudoti variolosa, Rhacophorus 72
 grandidieri, Discophus 95
 grandidieri, Mantidactylus 18
 grandis, Platyhyla 116
 grandis, Platypelis 116
 grandis, Stumpffia 112
 grandisonae, Mantidactylus 38
 granulatus, Limnodytes 29
 granulatus, Mantidactylus 29

 granulatus, Pseudohemismus 109
 granulatus, Rhacophorus 66
 guentherpetersi, Mantipus 101
 guineti, Discophus 94
 guineti, Kaloula 94
 guttulata, Rana 18
 guttulatus, Mantidactylus 18

 Hemismus 105
 hertae, Rhacophorus 73
 Heterixalus 84
 hildebrandti, Mantipus 97
 hildebrandti, Rhacophorus 65
 horrida, Hemimantis 80
 horrida, Trachymantis 80
 Hylobatrachus 13
 hyloides, Rhacophorus 75
 Hyperoliidae 8
 Hyperoliinae 8
 Hyperolius 84, 87
 Hypsiboas 59

 idae, Hyperolius 68
 idae, Rana 10
 idae, Rhacophorus 68
 inaudax, Mantidactylus 37
 inaudax, Rana 37
 inguinalis, Mantipus 97
 inguinalis, Plethodontohyla 97
 inguinalis, Rana 12
 insularis, Discophus 94
 insularis antongili, Discophus 93
 insularis pallidus, Discophus 93
 isabellinus, Rhacophorus 73

 Kaloula 92
 kanbergi, Rhacophorus 76
 klemmeri, Gephyromantis 50

 labrosa, Tomopterna 9
 laeve, Phrynocara 126
 laeve tsihanovoensis
 Plethodontohyla 126
 laevipes, Mantipus 98
 laevipes, Mantiphrys 98
 laevipes, Mantophrys 98
 laevis, Mantidactylus 45

laevis, Phethodontohyla 126
 laurenti, Boophis 76
 laurenti, Rhacophorus 76
 leucomaculatus, Rhacophorus 63
 liber, Rhacophorus 56
 longimanus, Pseudohemisis 107
 longimanus melanopleura,
 Pseudohemisis 107
 loppei, Mantella 84
 lugubris, Mantidactylus 21
 lugubris, Polypedates 21
 luteus, Mantidactylus 27
 luteus, Rhacophorus 73
 luteus longicrus, Rhacophorus 73

 maculatus, Phrynomantis 83
 madagascariensis,
 Aglyptodactylus 12
 madagascariensis, Calophrynus 106
 madagascariensis, Dendrobates 84
 madagascariensis, Eucnemis 85
 madagascariensis, Heterixalus 85
 madagascariensis, Limnodytes 12
 madagascariensis,
 Pseudohemisis 106
 madagascariensis, Pyxicephalus 10
 madagascariensis, Rhacophorus 73
 madagascariensis, Strumpffia 115
 madagascariensis albo guttata,
 Megalixalus 86
 madecassus, Mantidactylus 39
 madecassus, Rhacophorus 39
 Madecassophryne 131
 majori, Mantidactylus 20
 majori, Rhacophorus 77
 malagasias, Microphryne 79
 malagasias, Trachymantis 79
 malagasias ventrimaculatus,
 Trachymantis 79
 Mantella 81
 Mantellinae 8
 Mantidactylus 13
 Mantiphrys 96
 Mantophrys 96
 Mantipus 96
 mascareniensis, Ptychadena 10
 mascareniensis, Rana 10
 marmorata, Scaphiophryne 111
 Megalixalus 84
 melanopleura, Rhacophorus 32
 methueni, Gephyromantis 56
 Microhyla 132
 Microhylidae 9, 22
 Microphryne 78
 microtis, Rhacophorus 64
 microtympanum, Hylambates 69
 microtympanum, Mantidactylus 20
 milloti, Platyplepis 121
 miniatus, Rhacophorus 77
 minutus, Mantipus 97
 mocquardi, Heterixalus 85
 mocquardi, Mantidactylus 26
 mocquardi, Megalixalus 85
 mocquardii, Rhacophorus 23
 montana, Anodonthyla 103
 multiplicatus, Mantidactylus 41

 natalensis, Rana 10
 nigrescens, Rana 10
 nossibeensis, Hyperolius 88
 notosticta, Calula 123
 notosticta, Calohyla 123
 notosticta, Cophila 123
 notosticta, Plethodontohyla 118, 123

 obscurus, Pseudohemisis 110
 obscurus, Rhacophorus 72
 ocellata, Plethodontohyla 124
 opiparis, Rana 32
 opisthodon, Rhacophorus 63

 palmata, Microhyla 133
 Paracophila 130
 pauliani, Hyperolius 89
 pauliani, Mantidactylus 19
 peraccae, Rhacophorus 67
 Phrynocara 92, 122
 phyllodactyla, Cophyla 129
 pigra, Rana 18
 Platyplepis 115
 Platyplepis 115

Plethodontohyla 96, 115, 122
plicifera, Rana 28
pliciferus, Mantidactylus 28
pollicaris, Platypelis 120
poissoni, Mantidactylus 45
pseudoasper, Mantidactylus 24
Pseudohemisus 105
psologlossa, Stumpffia 114
Ptychadena 9, 10
pulcher, Gephyromantis 55
pulcher, Mantipus 123
pulcher, Rhacophorus 55
pulchra, Mantella 84
purpureus, Mantidactylus 12
pustulosus, Pseudohemisus 108

quiquelineatum, Phrynocara 95

Rana 9
Ranidae 8, 9
Raninae 8
Rappia 84
rappioides, Rhacophorus 78
redimita, Rana 33
redimitus, Mantidactylus 33
renifer, Heterixalus 87
renifer, Hyperolius 87
Rhacophoridae 9, 11
Rhacophorinae 8
Rhacophorus 59
rhodoscelis, Rhacophorus 74
Rhombophryne 128
roseifemoralis, Stumpffia 113
rouxae, Anodonthyla 104
rutenbergi, Hyperolius 89

sanguineus, Discophus 93
Scaphiophryne 110
Scaphiophryninae 8
serratopalpebrosus, Mantipus 99
sikorae, Rhacophorus 62

spinosa, Scaphiophryne 111
Stumpffia 111

tephraeomystax, Polypedates 65
tephraeomystax, Rhacophorus 65
testudo, Rhombophryne 128
tigrina, Rana 9
Tomopterna 9
tornieri, Rhacophorus 23
Trachymantis 78
tricinctus, Gephyromantis 34
trincinctus, Mantidactylus 34
tricolor, Heterixalus 86
tricolor, Megalixalus 86
tridactyla, Stumpffia 114
tripunctatus, Mantidactylus 45
truebae, Madacassophryne 132
tsaratananaensis, Platypelis 120
tuberata, Phrynocara 127
tuberata, Plethodontohyla 127
tuberculata, Cophyla 119
tuberculata, Paracophyla 130
tuberculata, Platypelis 119
tuberifera, Platypelis 118
tuberifera, Plethodontohyla 118

ulcerosus, Limnodytes 36
ulcerosus, Mantidactylus 36
untersteini, Rhacophorus 76

variabilis, Gephyromantis 56
variabilis, Megalixalus 87
ventrimaculata, Trachymantis 79
verrucosa, Platyhyla 116
verrucosus, Gephyromantis 53
verrucosus, Pseudohemisus 110
voeltzkowii, Platyhyla 116

webbi, Gephyromantis 52
webbi, Rhacophorus 52
williamsi, Rhacophorus 68
wittei, Mantidactylus 22

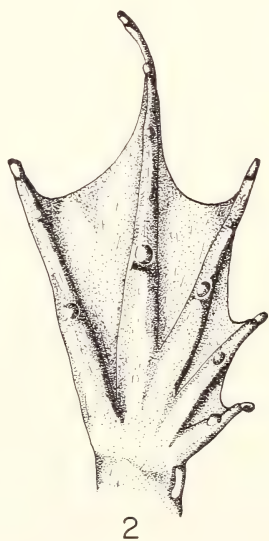
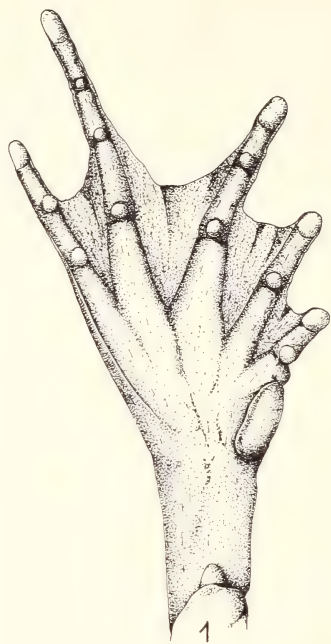


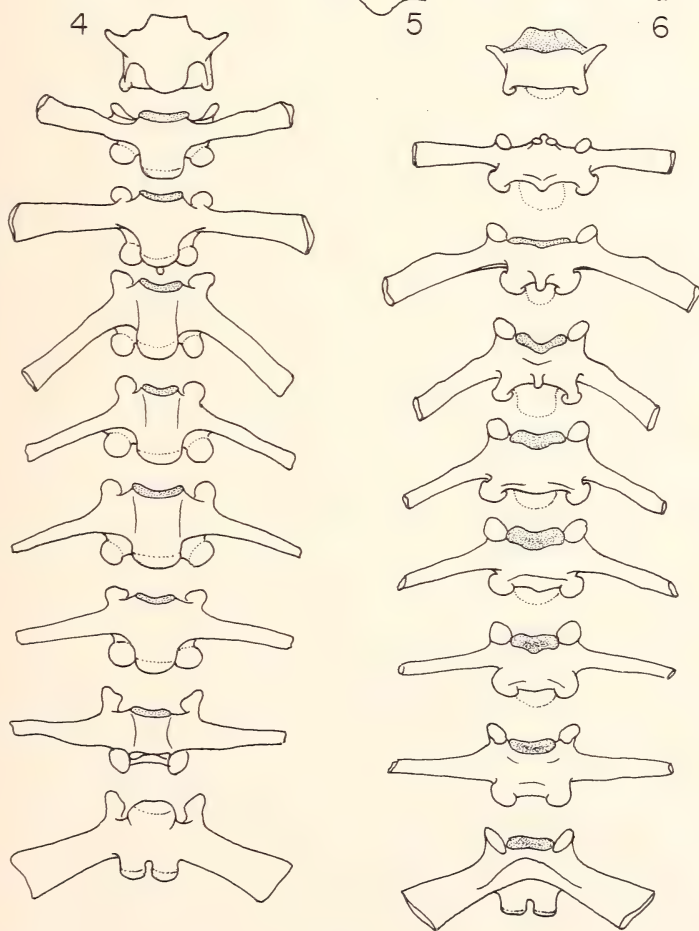
Fig. 1: *Tomopterna labrosa* (Cope). Pied.

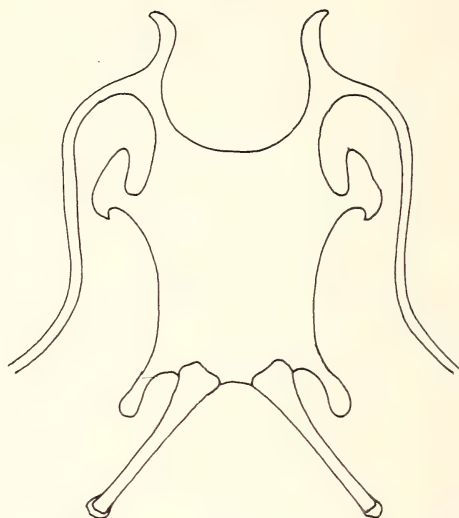
Fig. 2: *Ptychadena mascareniensis* (D. & B.). Pied.

Fig. 3: *Ptychadena mascareniensis* (D. & B.). Aspect général.

Fig. 4 à 6: *Aglyptodactylus madagascariensis* (A. Dum.).
Eléments centraux du crâne en
vue supérieure et inférieure.

Fig. 7: *Aglyptodactylus madagascariensis* (A. Dum.). Colonne
vertébrale, vue dorsale et ventrale.





8



9

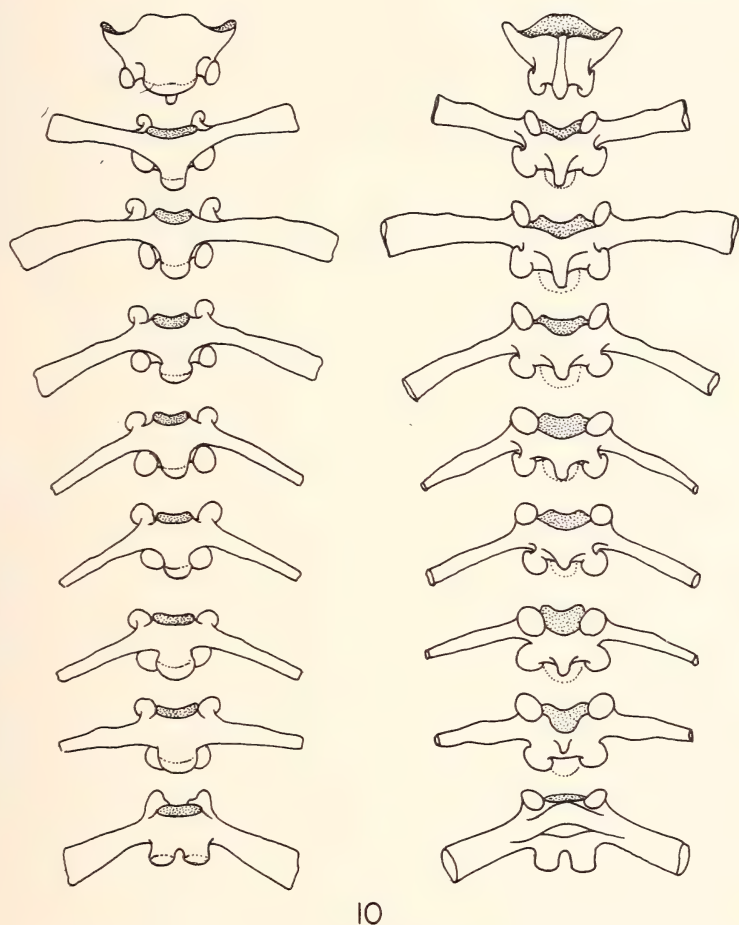
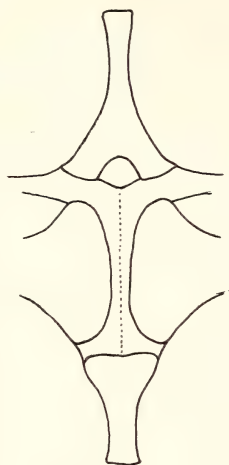


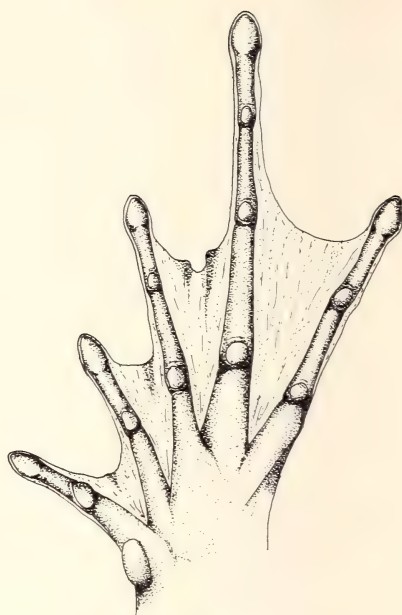
Fig. 8: *Aglyptodactylus madagascariensis* (A. Dum.). Appareil hyoïdien.

Fig. 9: *Aglyptodactylus madagascariensis* (A. Dum.). Aspect général.

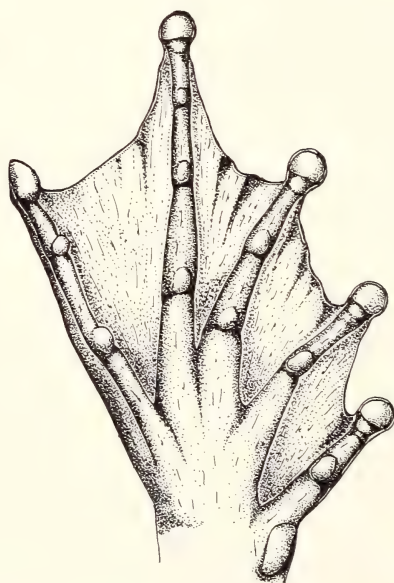
Fig. 10: *Mantidactylus guttulatus* (Blgr.). Colonne vertébrale, vue dorsale et ventrale.



11



12



13

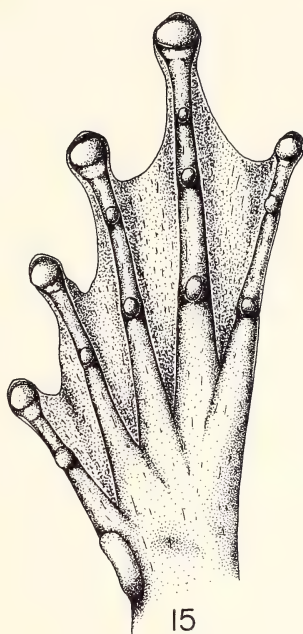
Fig. 11: *Mantidactylus guttulatus* (Blgr). Ceinture scapulaire.

Fig. 12: *Aglyptodactylus madagascariensis* (A. Dum.). Pied.

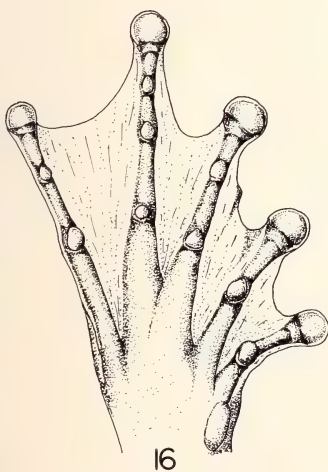
Fig. 13: *Mantidactylus guttulatus* (Blgr). Pied.



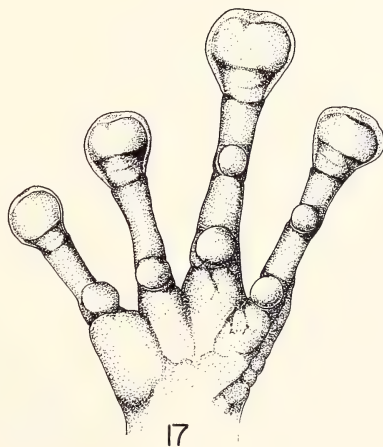
14



15



16



17

Fig. 14 & 15: *Mantidactylus pauliani* Guibé. Main et pied.

Fig. 16 & 17: *Mantidactylus microtympanum* Angel. Main et pied.

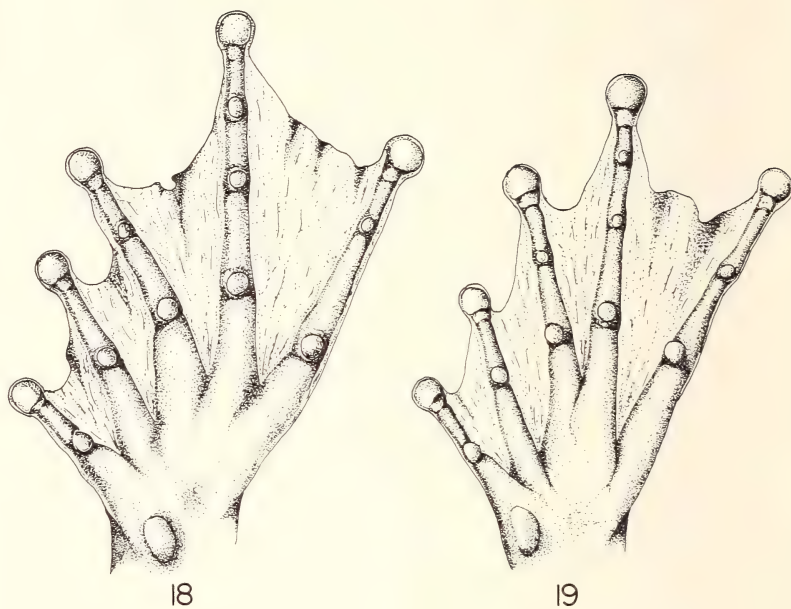
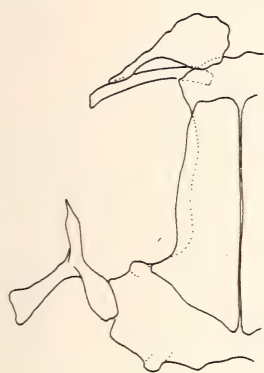


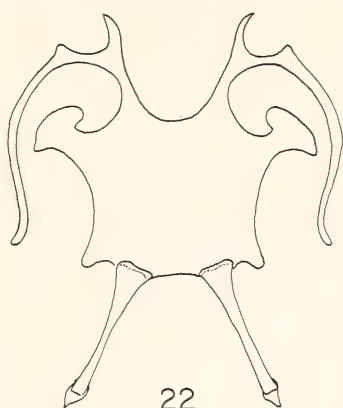
Fig. 18: *Mantidactylus majori* Blgr. Pied.

Fig. 19: *Mantidactylus lugubris* (A. Dum.). Pied.

Fig. 20 à 24: *Mantidactylus lugubris* (A. Dum.). Crâne, vue supérieure et inférieure, hyoïde; colonne vertébrale, vue dorsale et ventrale.



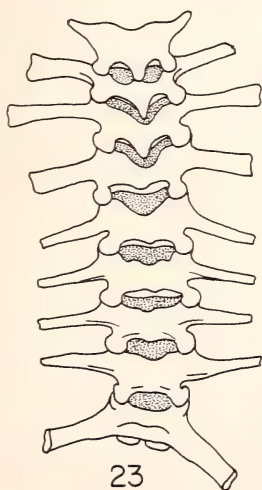
20



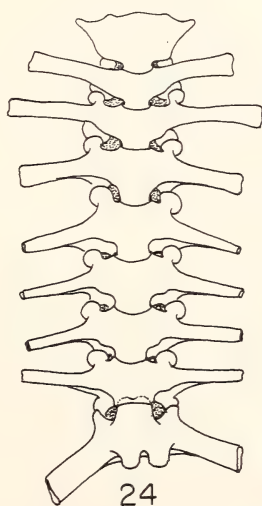
22



21



23



24

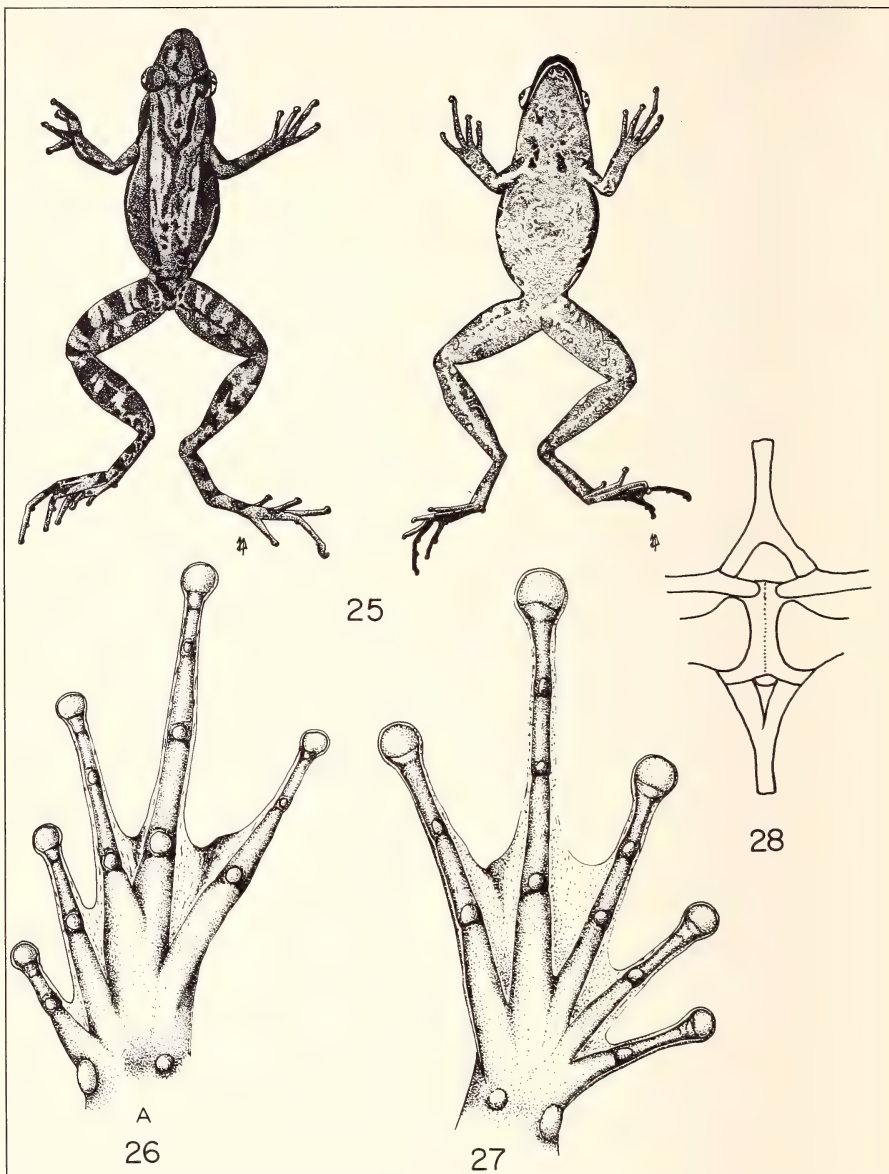


Fig. 25: *Mantidactylus wittei* Guibé. Aspect général, faces dorsale et ventrale.

Fig. 26: *Mantidactylus wittei* Guibé. Pied.

Fig. 27: *Mantidactylus depressiceps* (Blgr.). Pied.

Fig. 28: *Mantidactylus depressiceps* (Blgr.). Ceinture scapulaire.

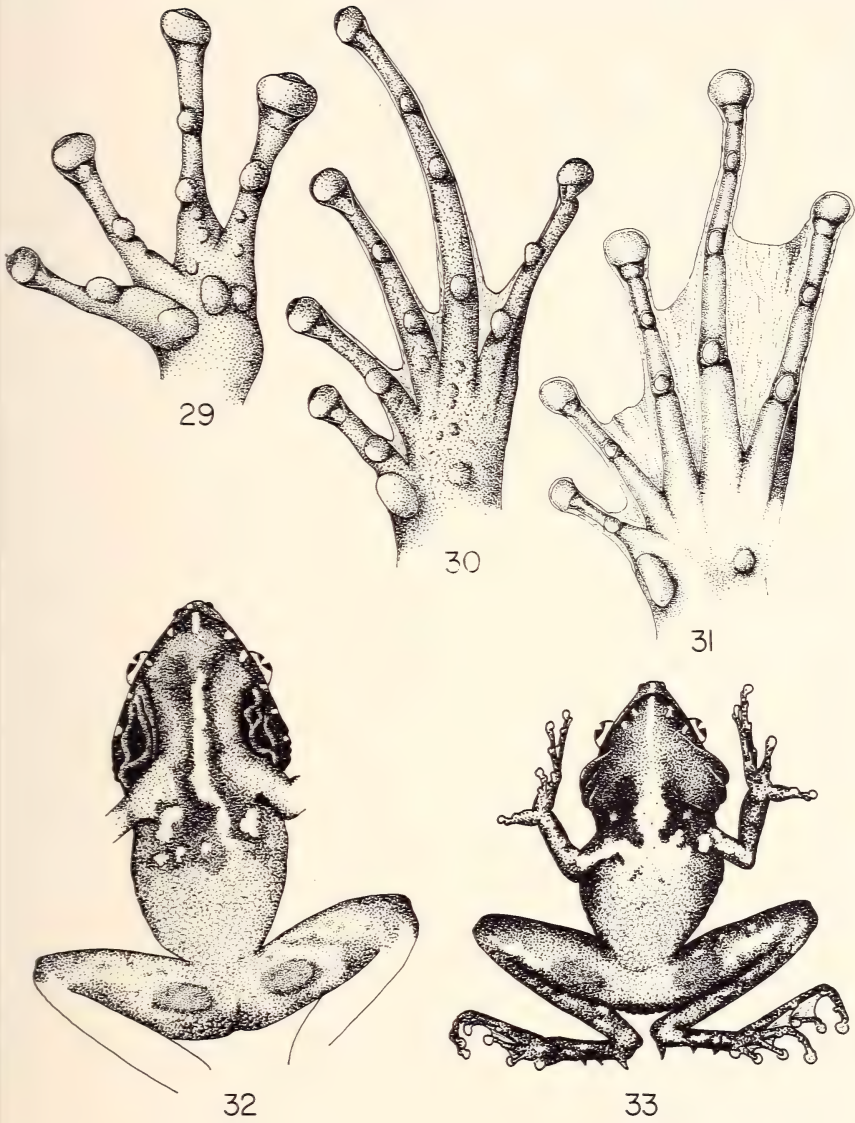
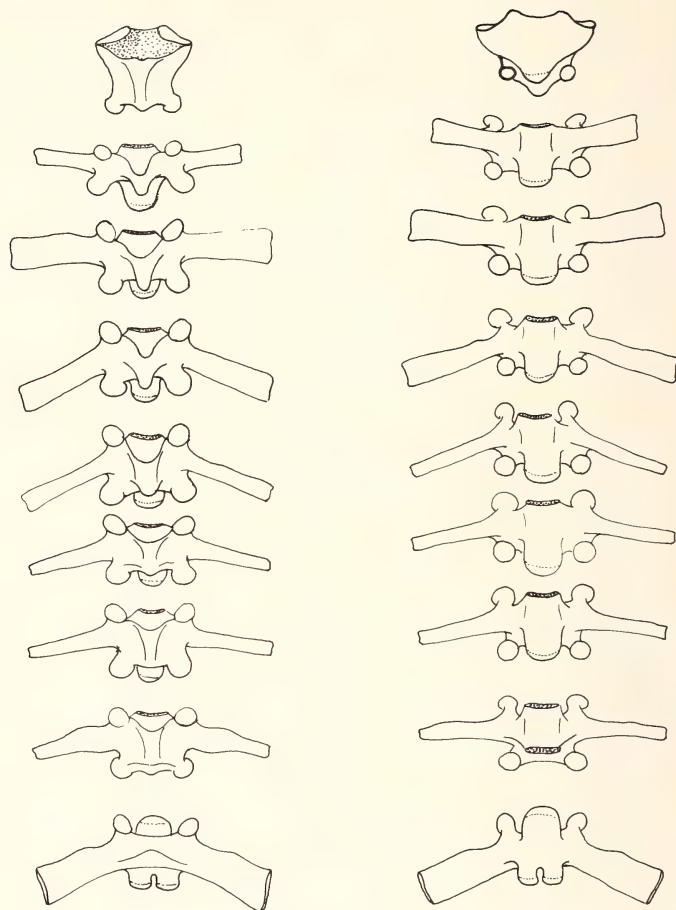


Fig. 29 & 30: *Mantidactylus pseudoasper* Guibé. Main et pied.

Fig. 31: *Mantidactylus asper* (Blgr.). Pied.

Fig. 32: *Mantidactylus pseudoasper* Guibé. Face ventrale du mâle.

Fig. 33: *Mantidactylus asper* (Blgr.). Face ventrale du mâle.



34

Fig. 34: *Mantidactylus femoralis* (Blgr.). Colonne vertébrale, vue dorsale et ventrale.

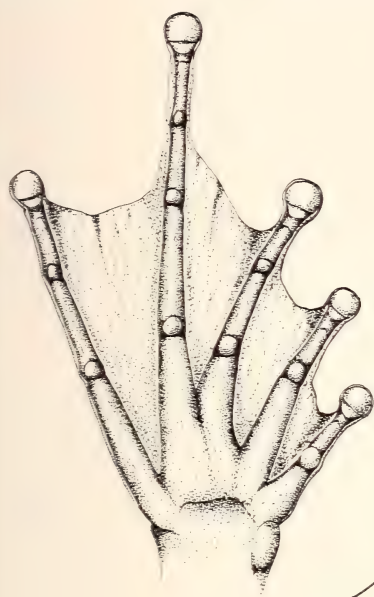
Fig. 35: *Mantidactylus femoralis* (Blgr.). Pied.

Fig. 36: *Mantidactylus luteus* Methuen & Hewitt. Pied.

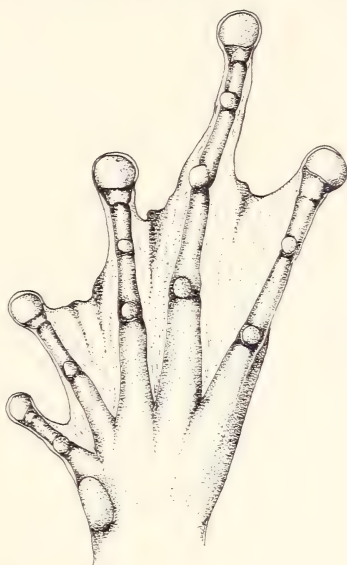
Fig. 37: *Mantidactylus pliciferus* (Blgr.). Pied.

Fig. 38: *Mantidactylus flavicrus* (Blgr.). Pied.

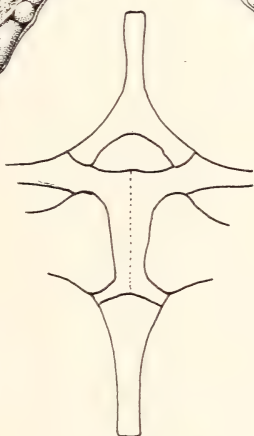
Fig. 39: *Mantidactylus pliciferus* (Blgr.). Ceinture scapulaire.



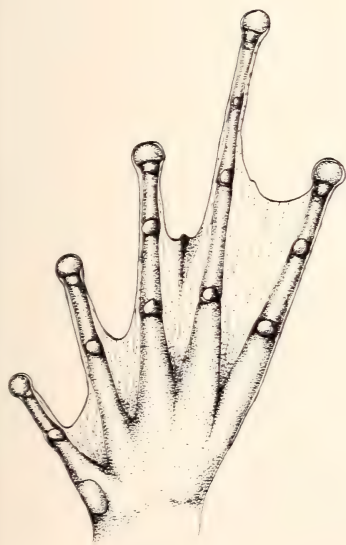
35



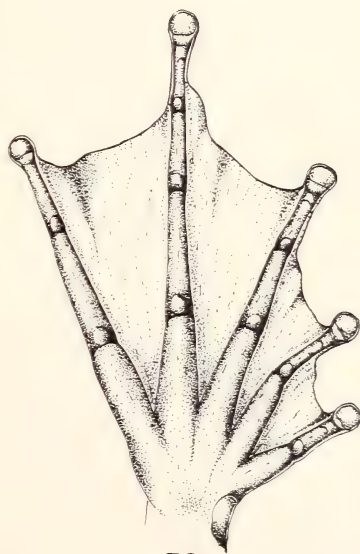
36



39



37



38

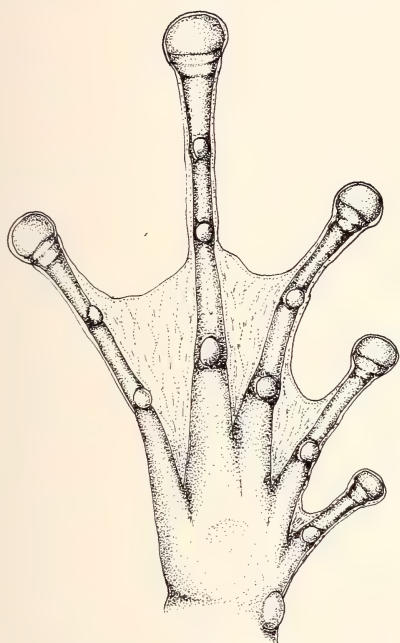


Fig. 40 à 42: *Mantidactylus elegans* (Guibé). Main, pied, aspect général.

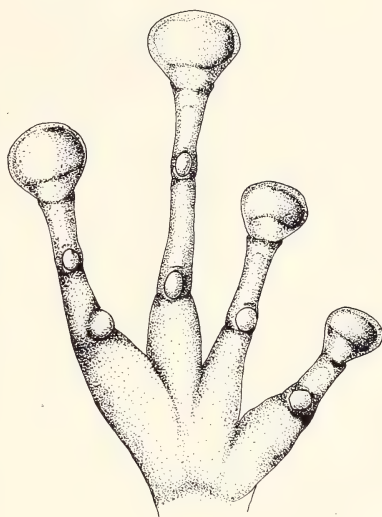
Fig. 43 & 44: *Mantidactylus argenteus* Methuen. Pied et main.

Fig. 45: *Mantidactylus granulatus* (O. Boettger). Pied.

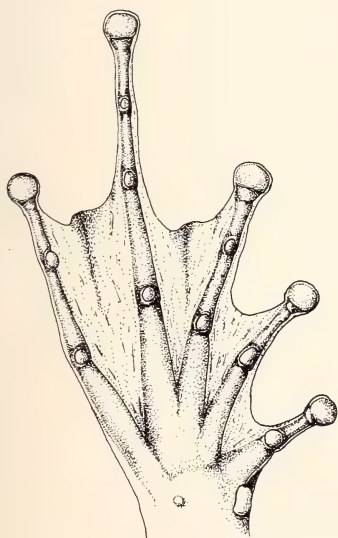
Fig. 46: *Mantidactylus albotrenatus* (F. Müller). Pied.



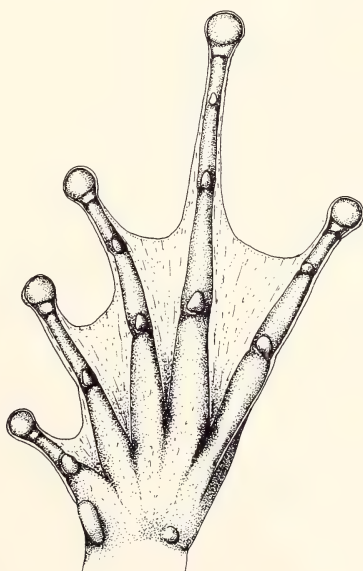
43



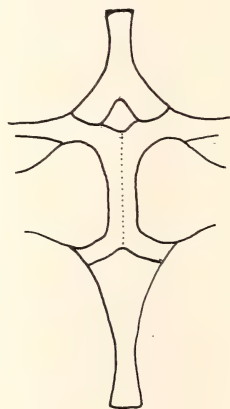
44



45



46



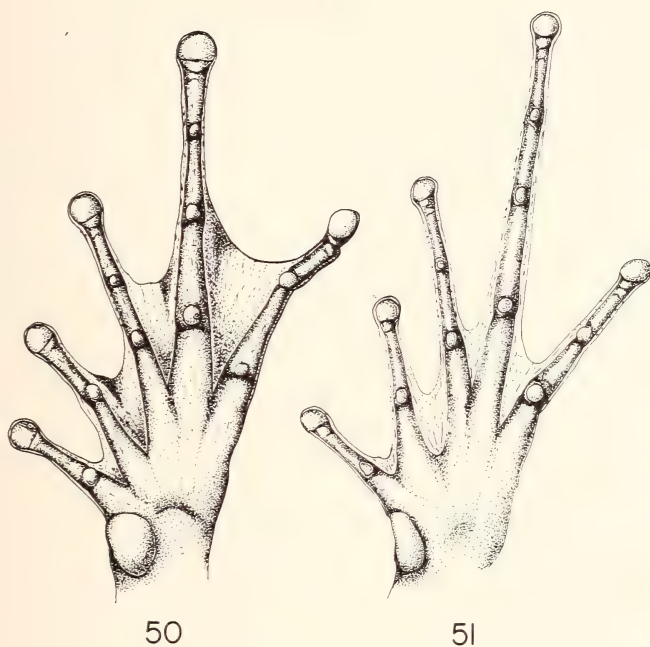
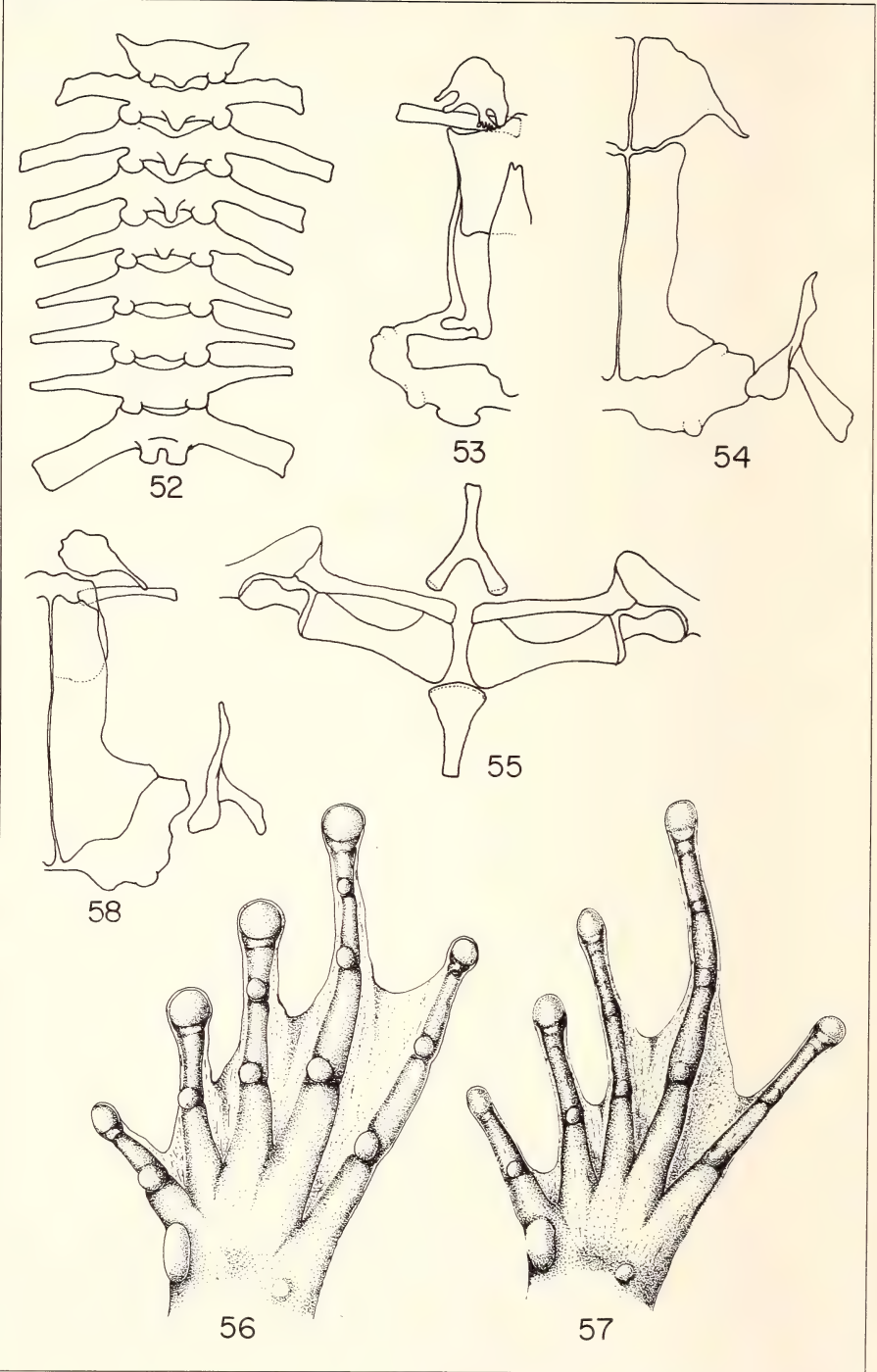


Fig. 47 & 48: *Mantidactylus redimitus* (Blgr.). Aspect général, faces dorsale et ventrale.

Fig. 49: *Mantidactylus redimitus* (Blgr.). Ceinture scapulaire.

Fig. 50: *Mantidactylus redimitus* (Blgr.). Pied.

Fig. 51: *Mantidactylus brevipalmatus* E. Ahl. Pied.



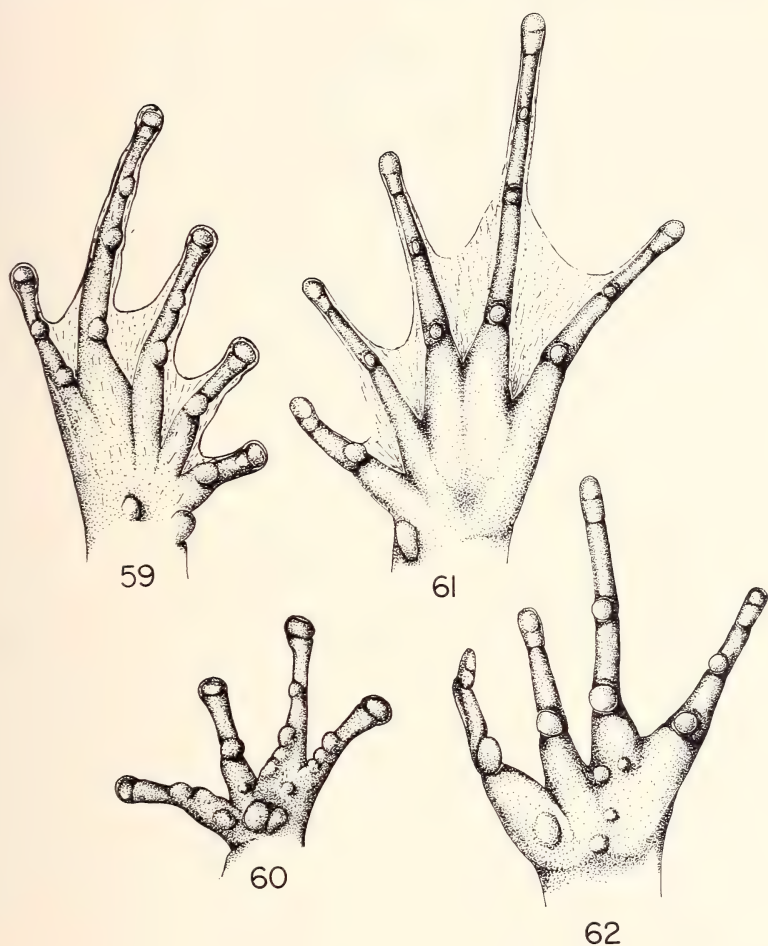


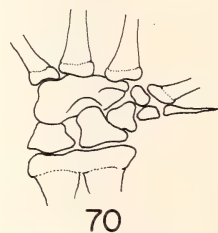
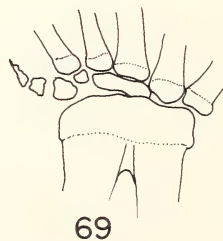
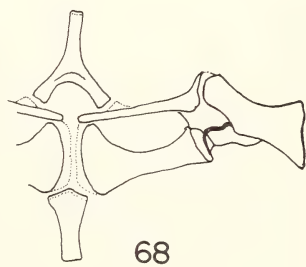
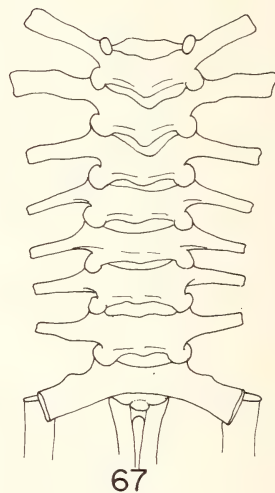
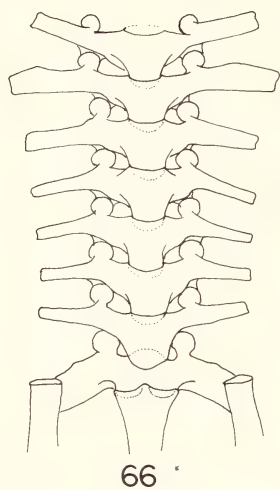
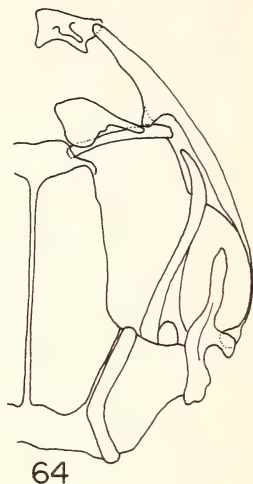
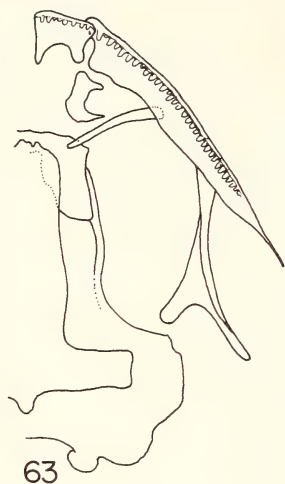
Fig. 52 à 55: *Mantidactylus ulcerosus* (O. Boettger). Vue dorsale de la colonne vertébrale, éléments centraux du crâne en vue supérieure et inférieure, ceinture scapulaire.

Fig. 56: *Mantidactylus ulcerosus* (O. Boettger). Pied.

Fig. 57 & 58: *Mantidactylus biporus* (Blgr.). Pied, vue supérieure des éléments centraux du crâne.

Fig. 59 & 60: *Mantidactylus grandisonae* Guibé. Main et pied.

Fig. 61 & 62: *Mantidactylus alutus* (Peracca). Main et pied.



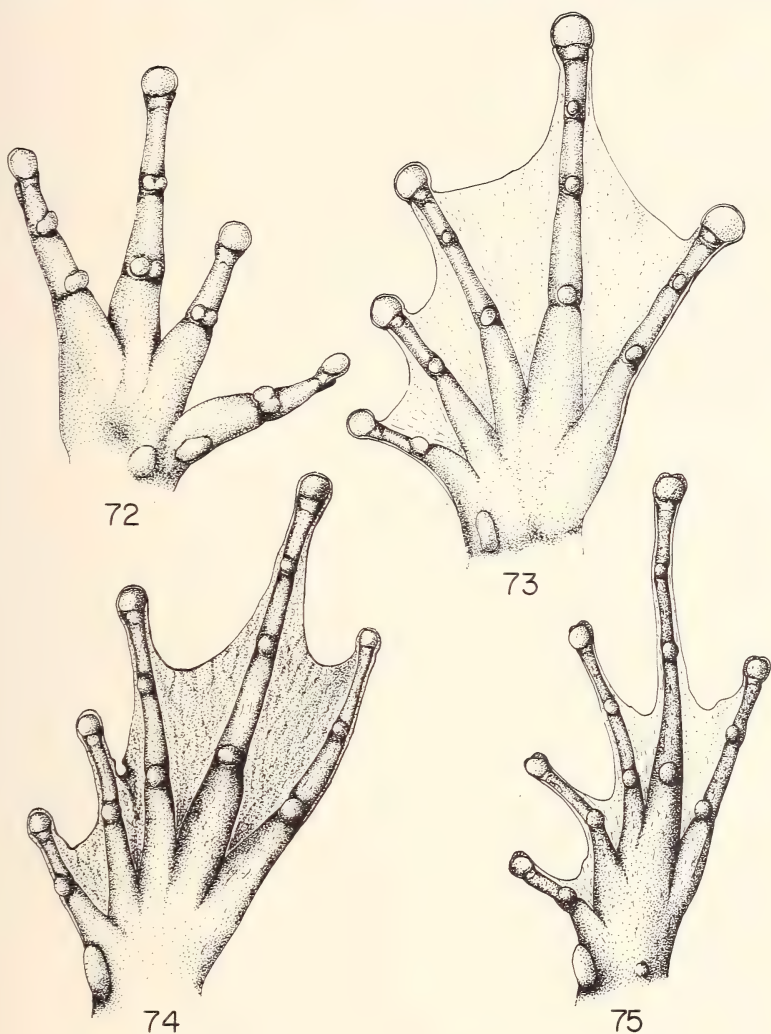


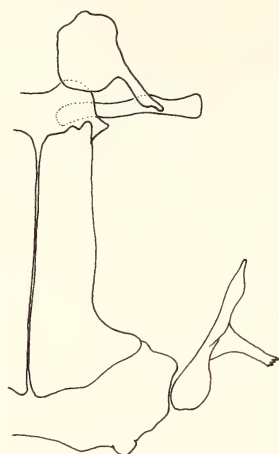
Fig. 63 à 67: *Mantidactylus madecassus* (Millot & Guibé). Vue supérieure et inférieure des éléments centraux du crâne, squamosal, colonne vertébrale en vue dorsale et ventrale.

Fig. 68 à 71: *Mantidactylus madecassus* (Millot & Guibé) — Ceinture scapulaire, tarse, carpe et orteil 3.

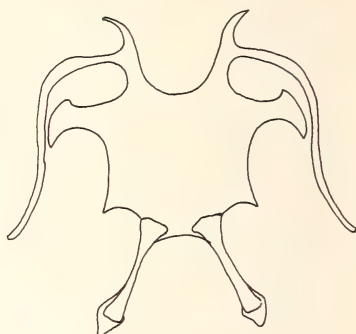
Fig. 72 & 73: *Mantidactylus madecassus* (Millot & Guibé). Main et pied.

Fig. 74: *Mantidactylus bourgati* Guibé. Pied.

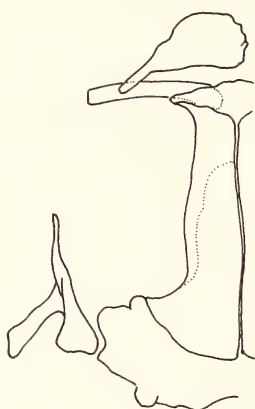
Fig. 75: *Mantidactylus betsileanus* (Blgr.). Pied.



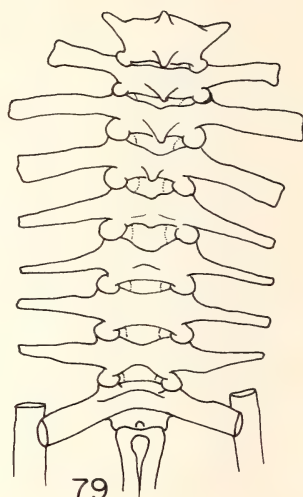
76



77



78



79

Fig. 76 & 77: *Mantidactylus betsileanus* (Blgr.). Vue supérieure des éléments centraux du crâne, hyoïde.

Fig. 78 & 79: *Mantidactylus curtus* (Blgr.). Vue supérieure des éléments centraux du crâne, vue dorsale de la colonne vertébrale.

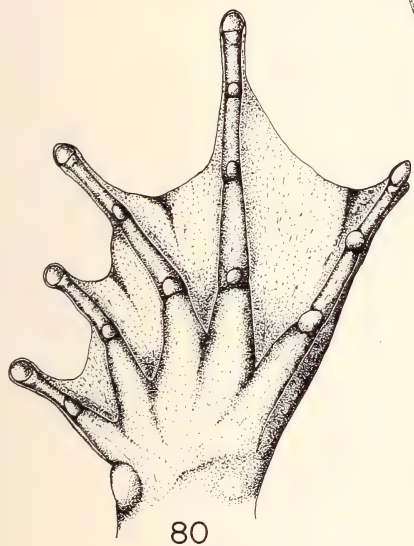


Fig. 80: *Mantidactylus curtus*
(Blgr.). Pied.

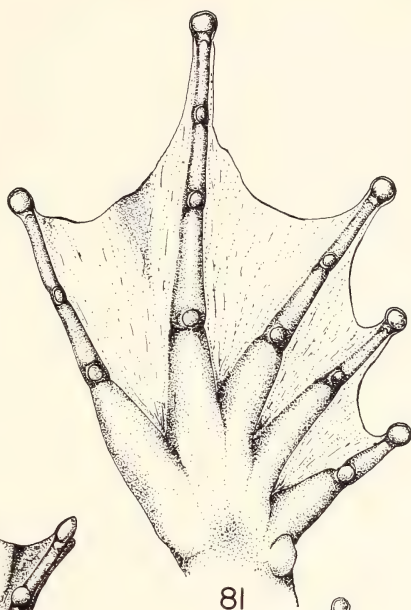


Fig. 81: *Mantidactylus*
ambohimitombi Blgr. Pied.

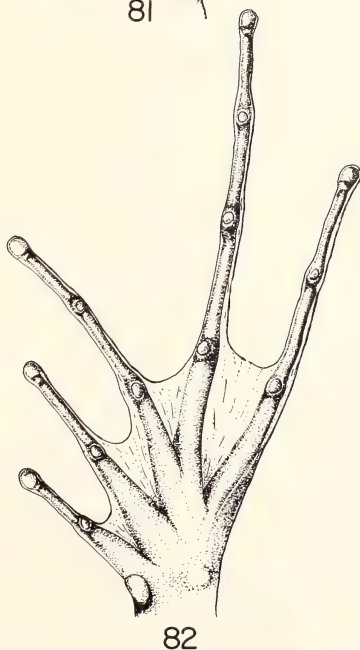


Fig. 82: *Mantidactylus delormei*
Angel (= *M. aerumnalis* Peracca).
Pied.

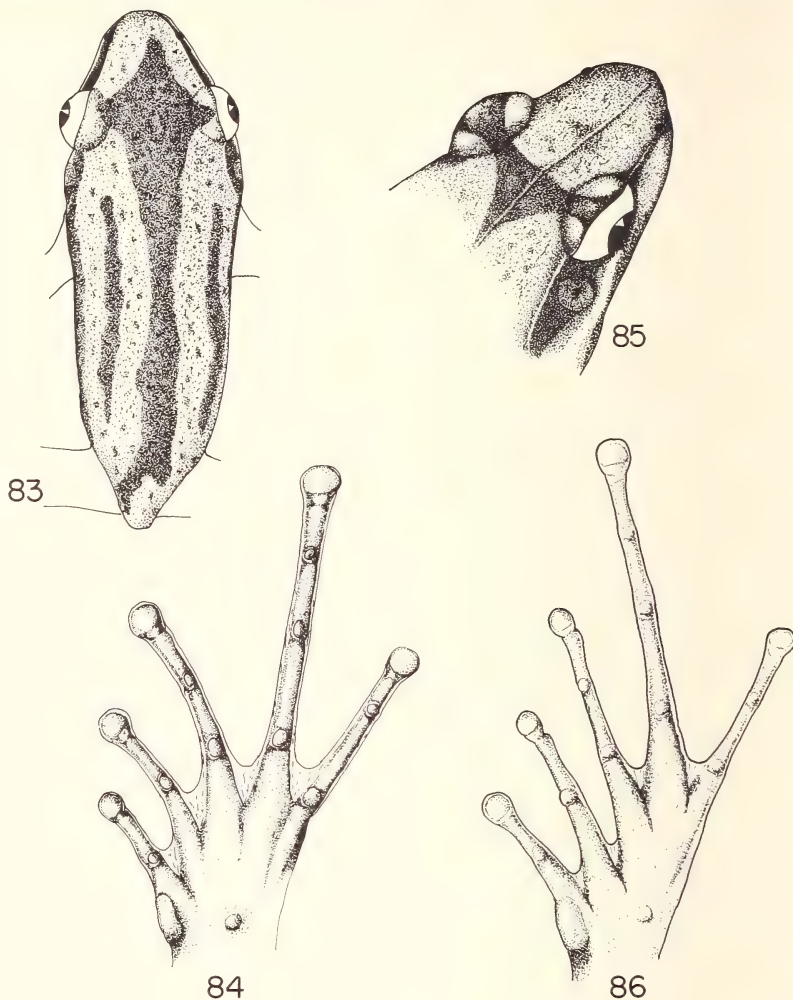
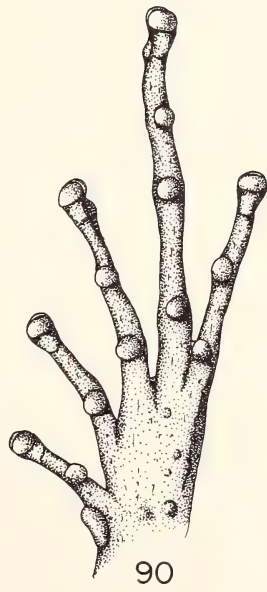
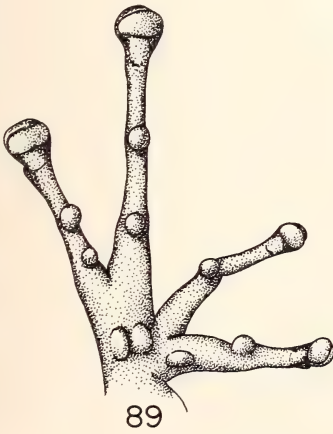
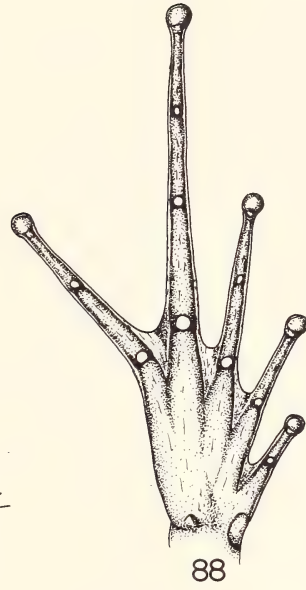
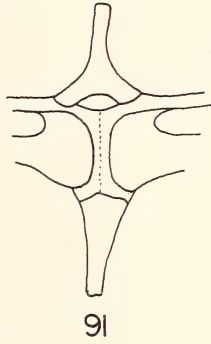
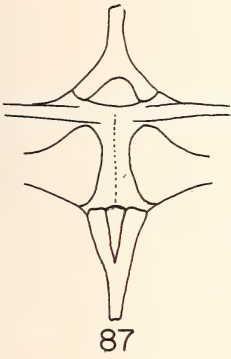


Fig. 83 & 84: *Gephyromantis domerguei* Guibé. Vue de la face dorsale, pied.

Fig. 85 à 87: *Gephyromantis blanci* Guibé. Tête en vue dorsale, pied, ceinture scapulaire.

Fig. 88: *Gephyromantis decaryi* Angel. Pied.

Fig. 89 à 91: *Gephyromantis klemmeri* Guibé. Main, pied, ceinture scapulaire.



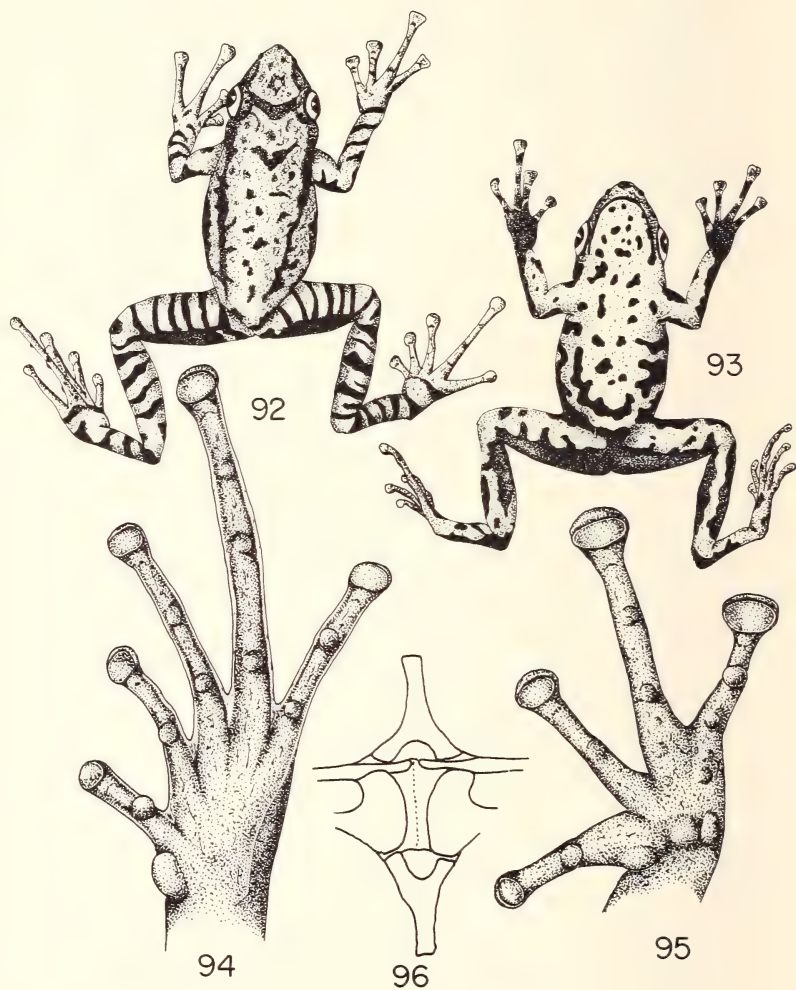


Fig. 92 à 96: *Gephyromantis bertini* Guibé. Aspect général, pied, main, ceinture scapulaire.

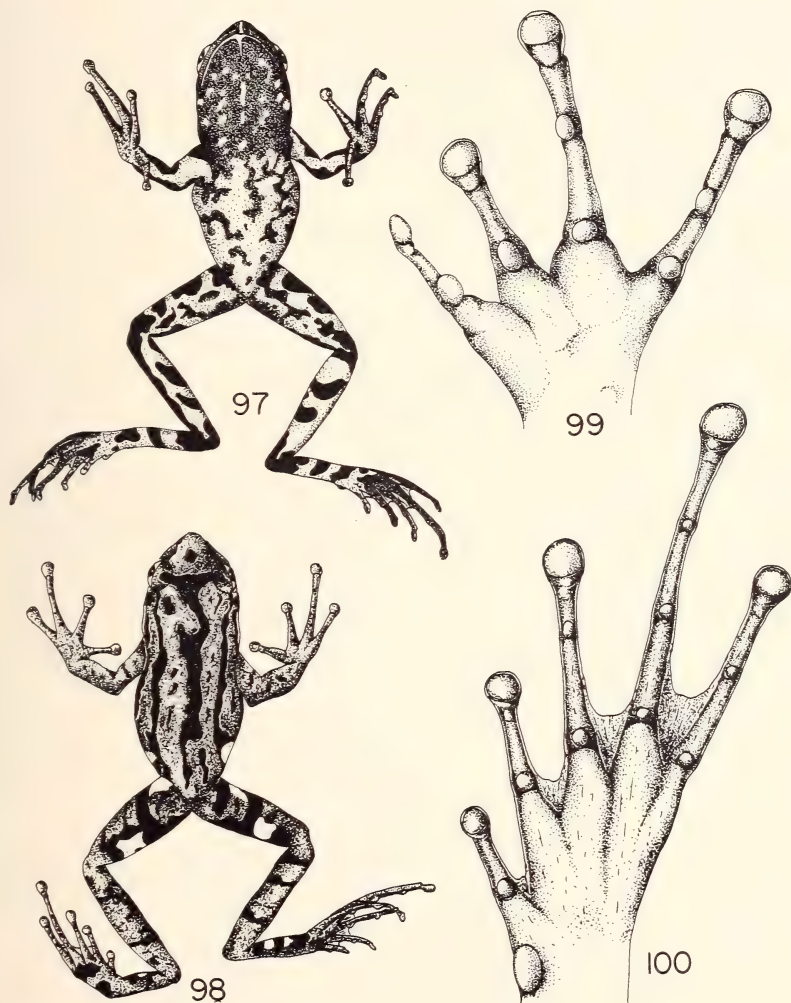


Fig. 97 à 100: *Gephyromantis elegans* Guibé. Aspect général, main et pied.

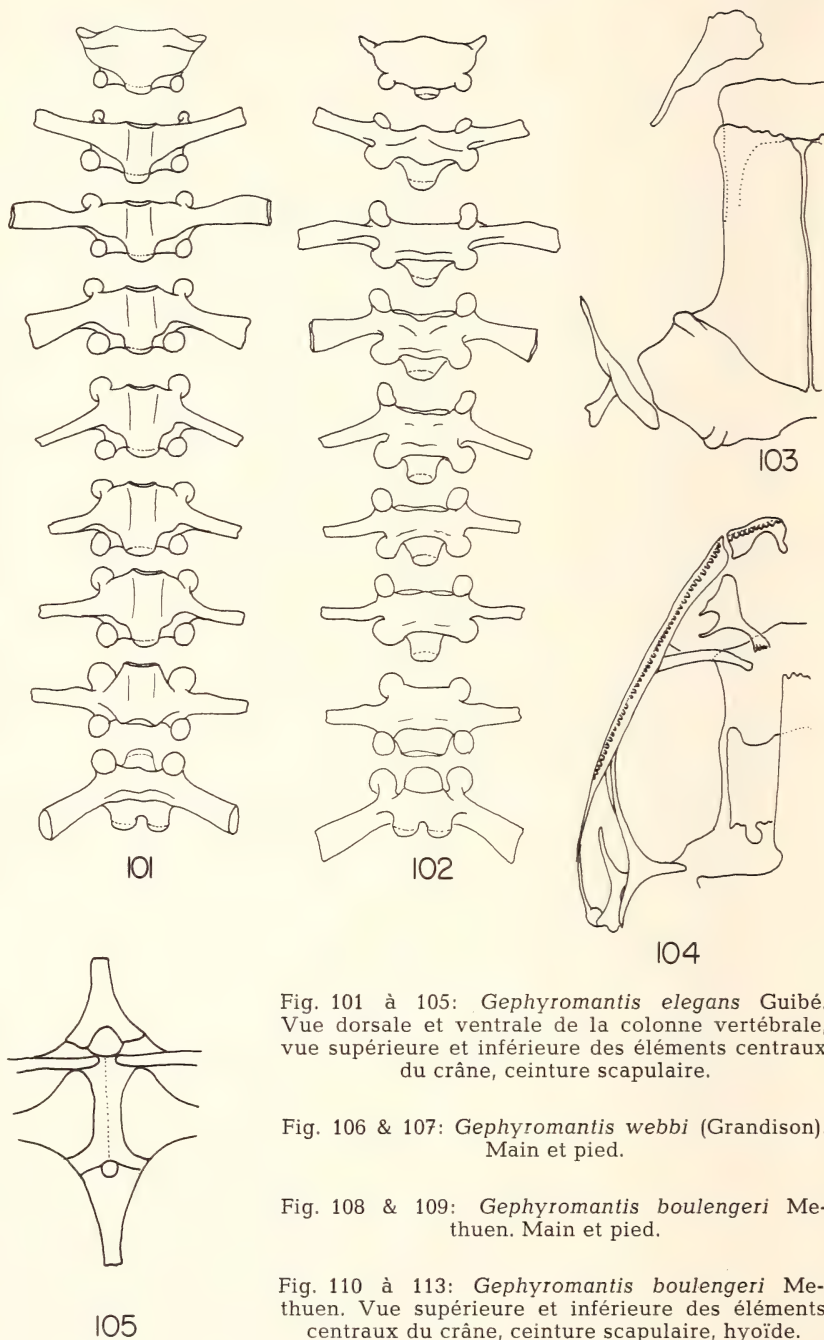
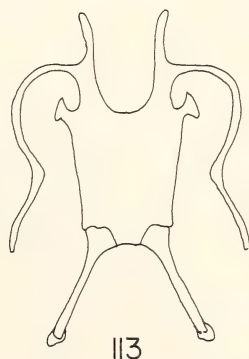
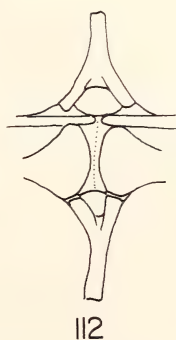
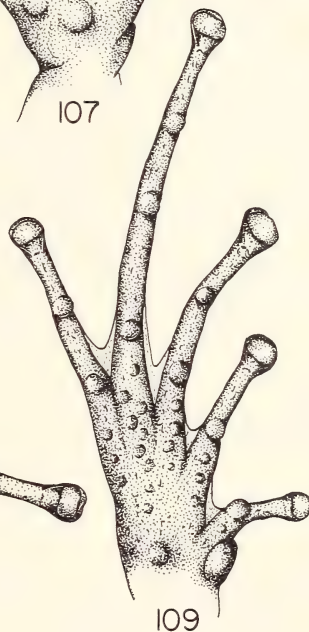
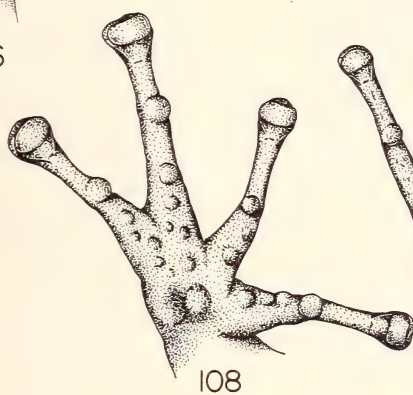
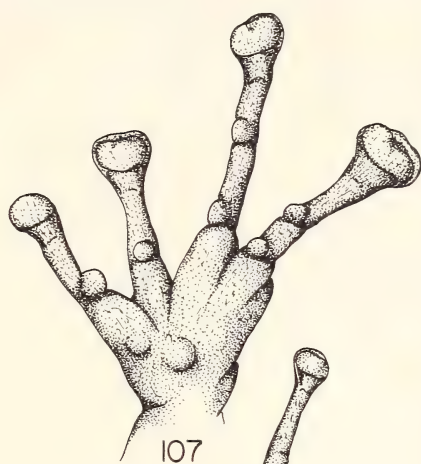
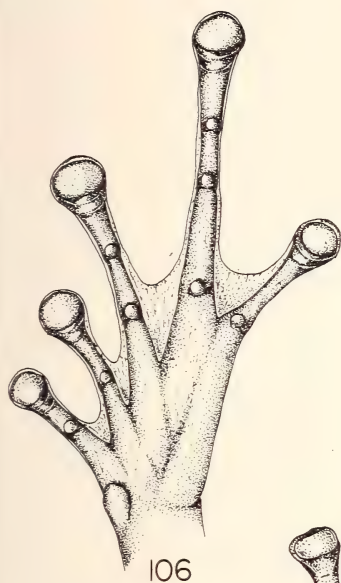


Fig. 101 à 105: *Gephyromantis elegans* Guibé. Vue dorsale et ventrale de la colonne vertébrale, vue supérieure et inférieure des éléments centraux du crâne, ceinture scapulaire.

Fig. 106 & 107: *Gephyromantis webbi* (Grandison). Main et pied.

Fig. 108 & 109: *Gephyromantis boulengeri* Methuen. Main et pied.

Fig. 110 à 113: *Gephyromantis boulengeri* Methuen. Vue supérieure et inférieure des éléments centraux du crâne, ceinture scapulaire, hyoïde.



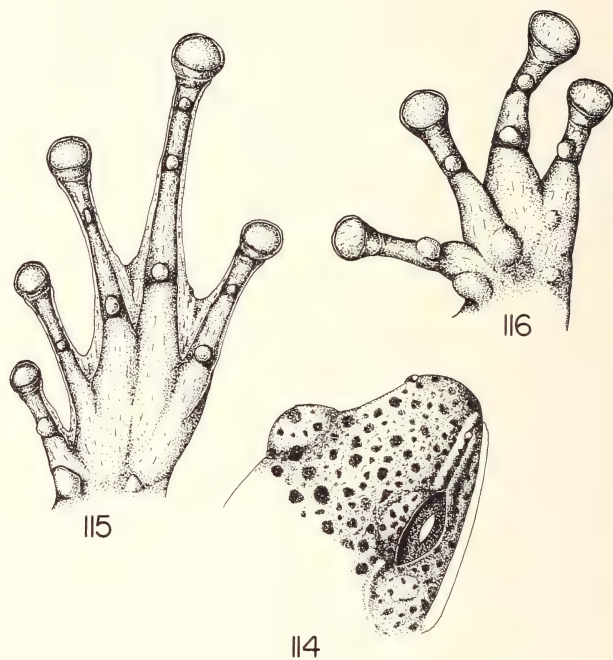
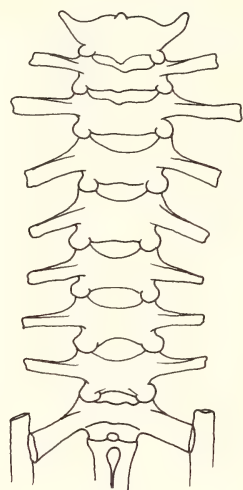


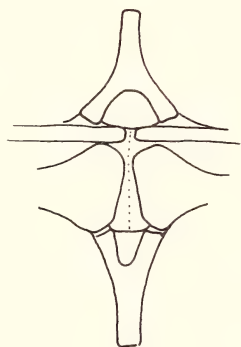
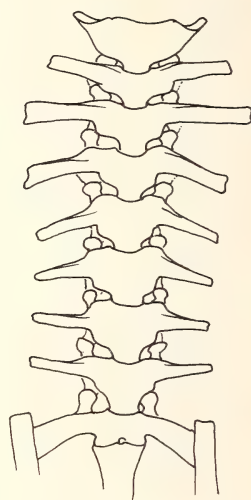
Fig. 114 à 116: *Gephyromantis bicalcaratus* (O. Boettger). Tête, main et pied.

Fig. 117: *Gephyromantis pulcher* (Blgr.). Variations de la coloration.





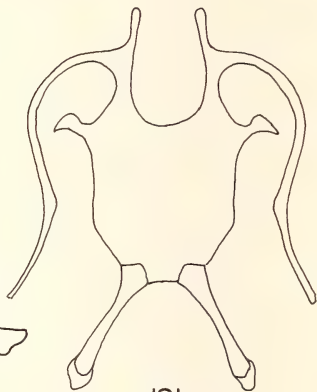
118



119



120



121

Fig. 118 à 121: *Gephyromantis pulcher* (Blgr.). Vue dorsale et ventrale de la colonne vertébrale, ceinture scapulaire, vue supérieure des éléments centraux du crâne, hyoïde.

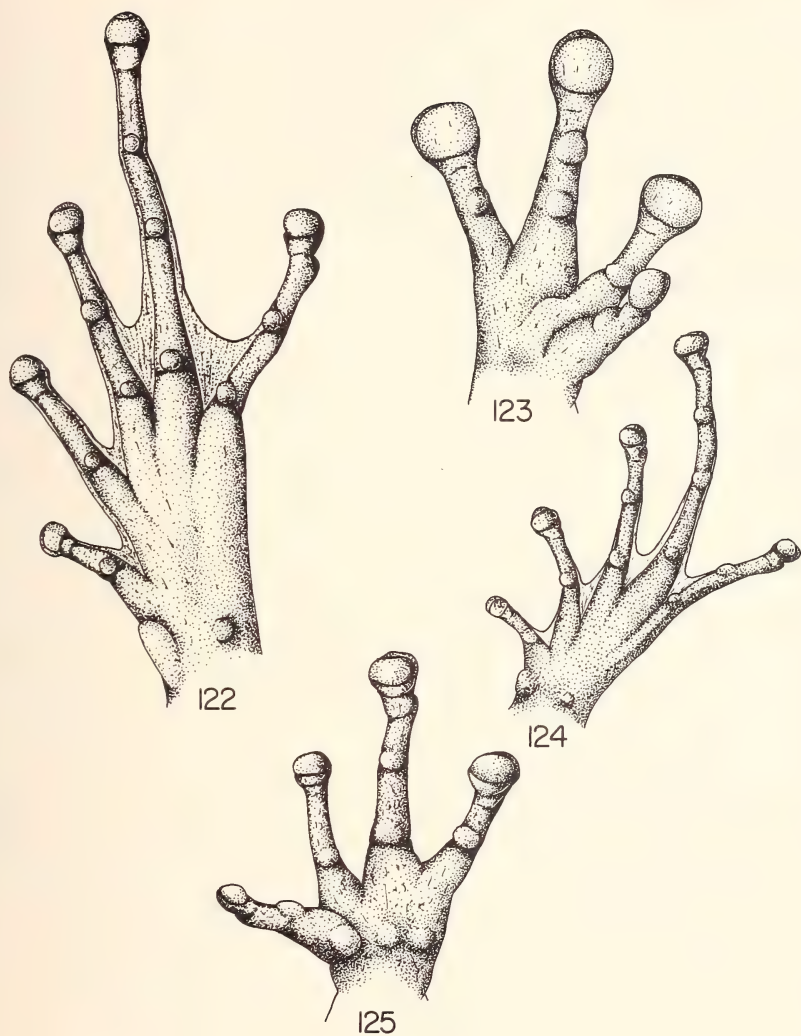
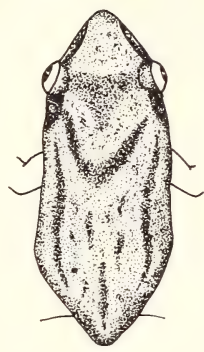
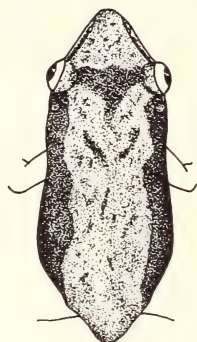


Fig. 122 & 123: *Gephyromantis pulcher* (Blgr.). Main et pied.

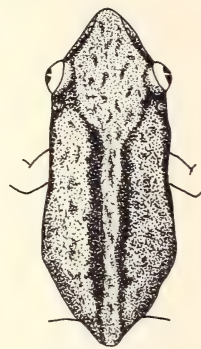
Fig. 124 & 125: *Gephyromantis eiselti* Guibé. Main et pied.



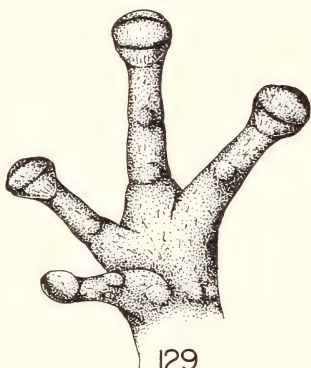
126



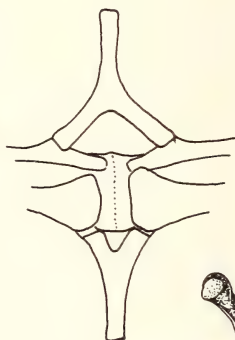
127



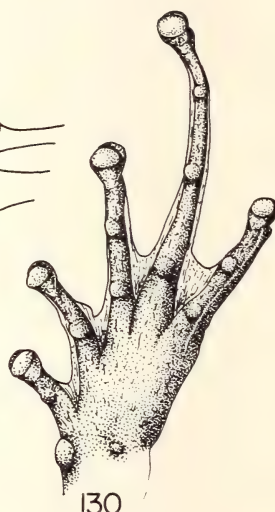
128



129



131



130

Fig. 126 à 131: *Gephyromantis blommersae* Guibé. Types de dessin dorsal, main, pied, ceinture scapulaire.

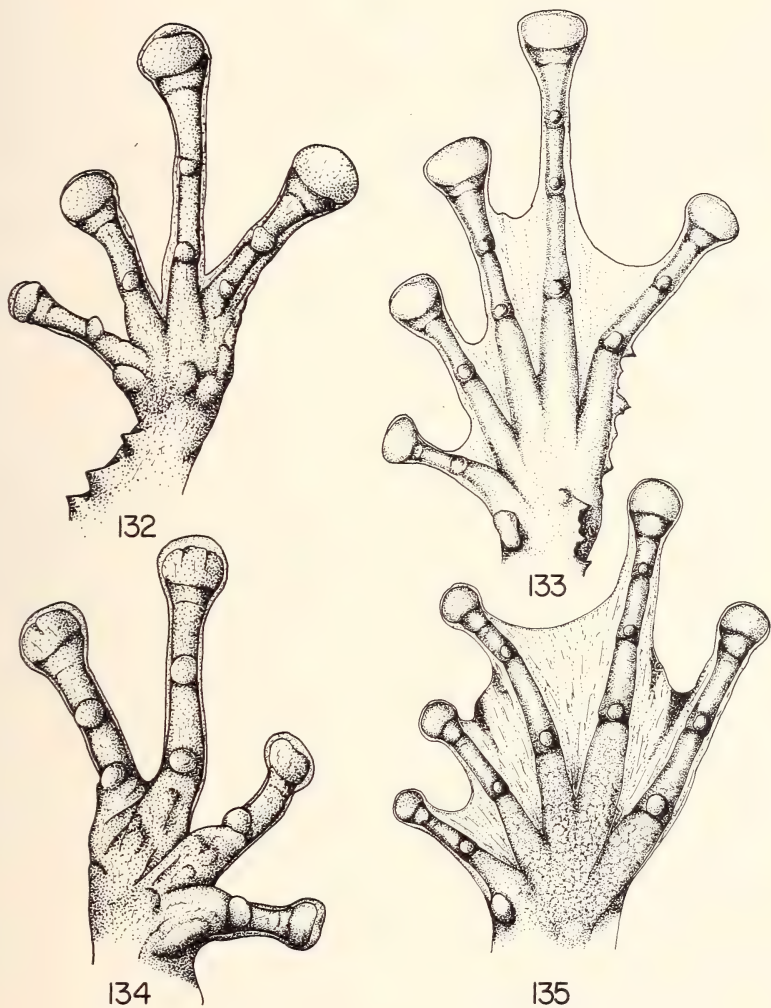
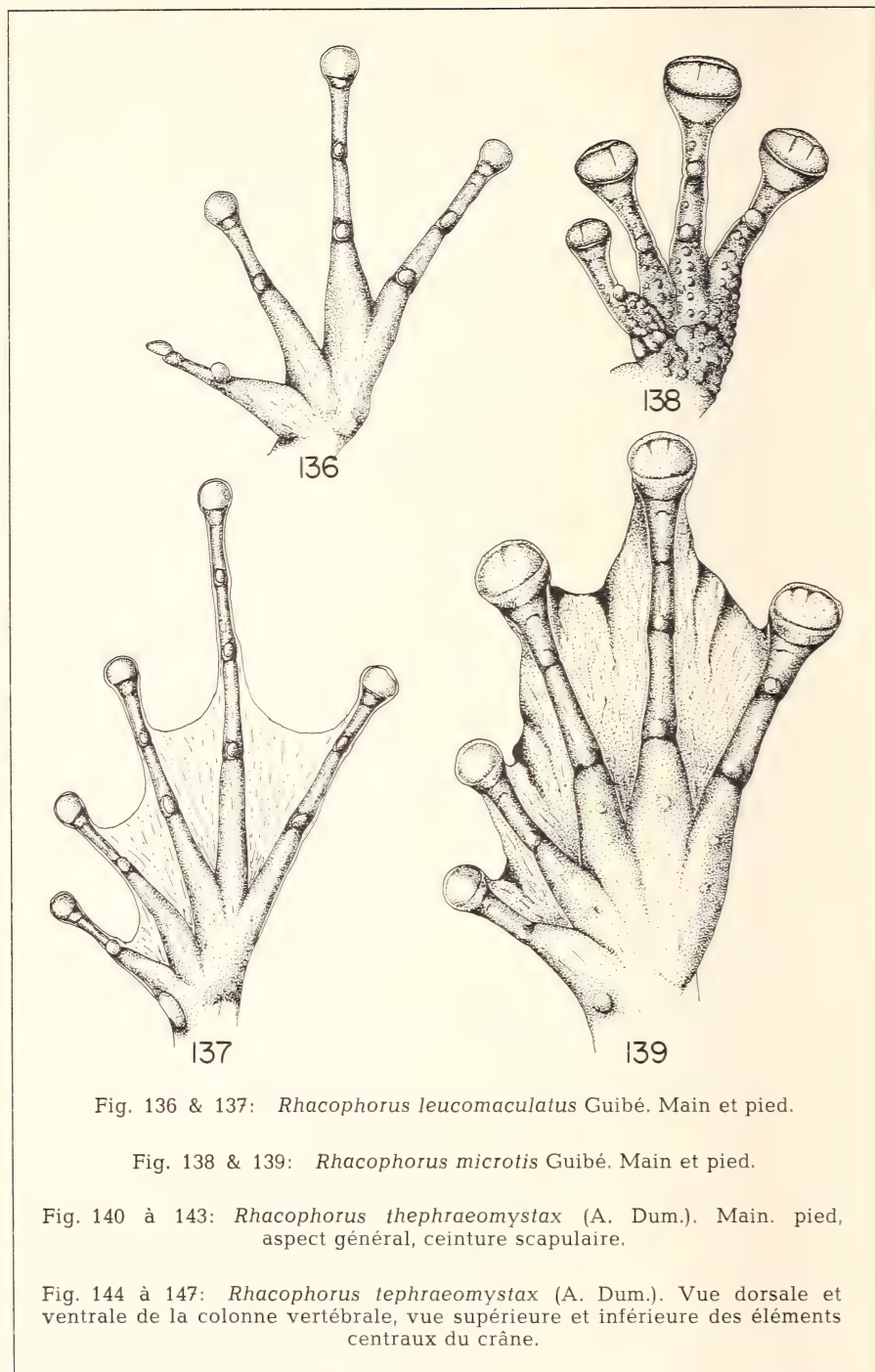
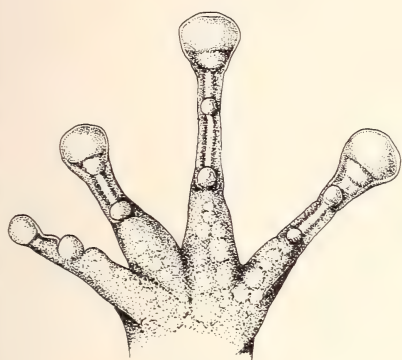


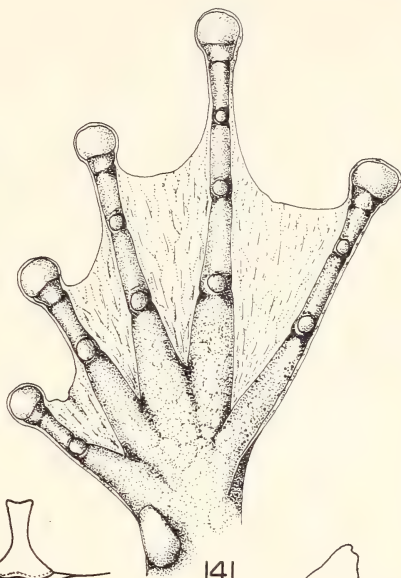
Fig. 132 & 133: *Rhacophorus aglavei* Methuen & Hewitt. Main et pied.

Fig. 134 & 135: *Rhacophorus opisthodon* Blgr. Main et pied.





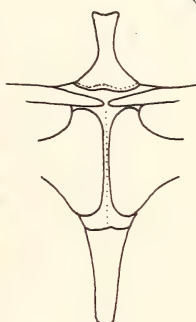
140



141



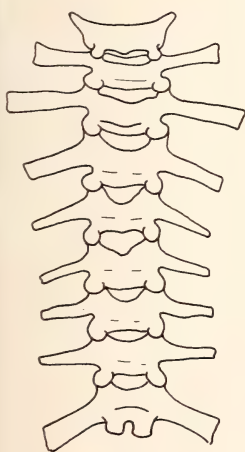
142



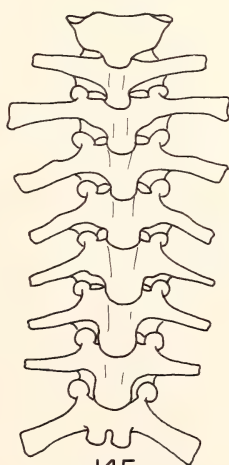
143



146



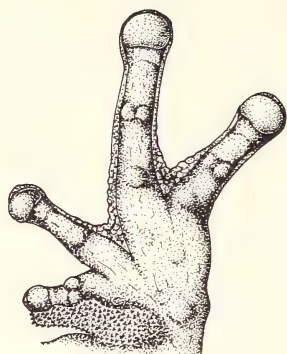
144



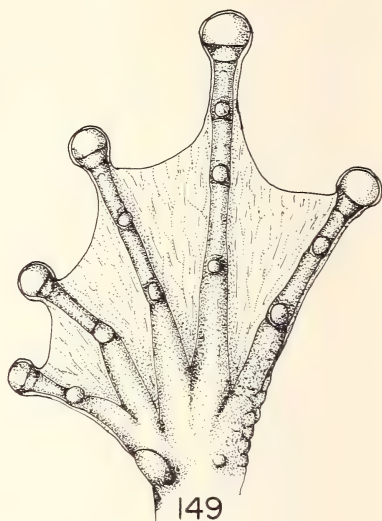
145



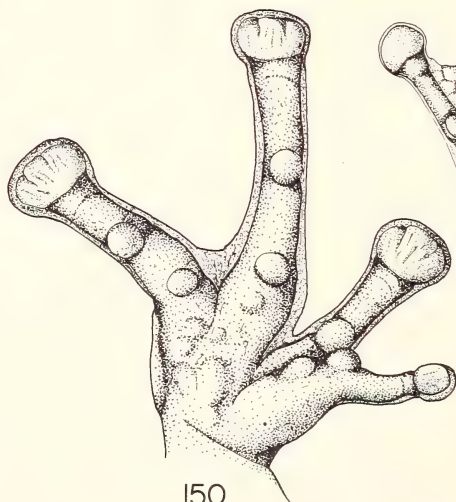
147



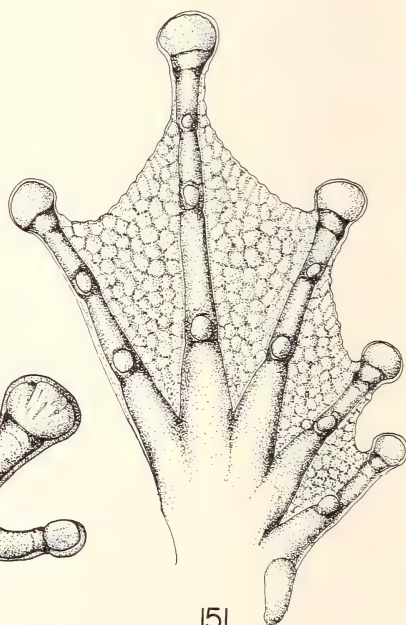
148



149



150



151

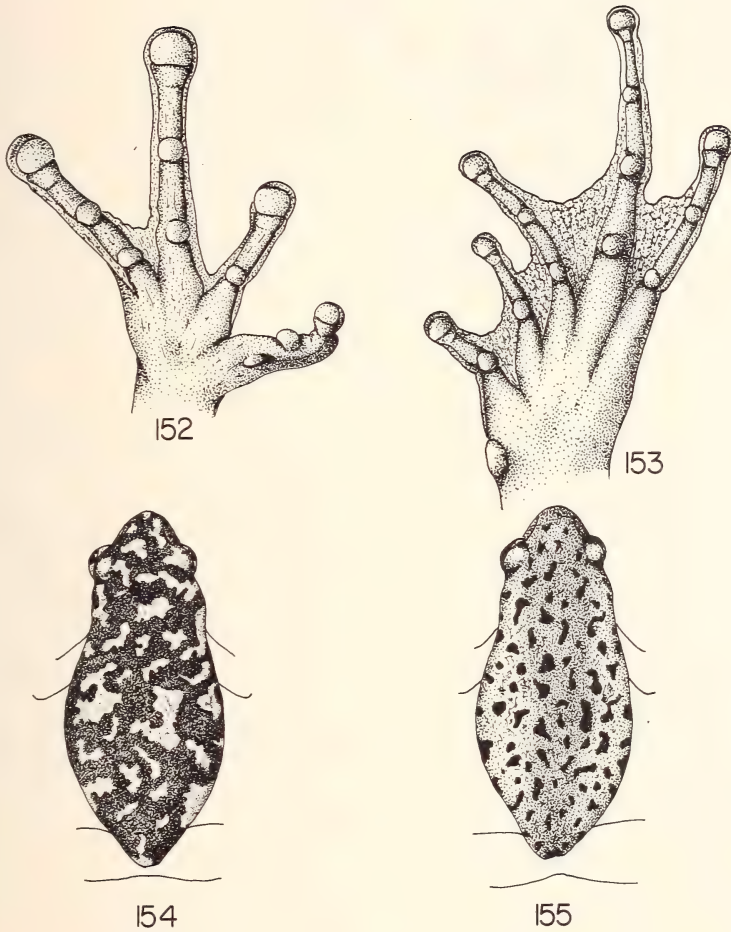


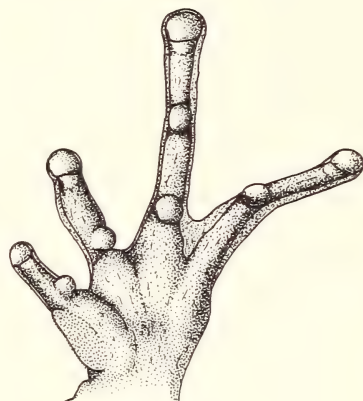
Fig. 148 & 149: *Rhacophorus granulosus* Guibé. Main et pied.

Fig. 150 & 151: *Rhacophorus idae* (Steindachner). Main et pied.

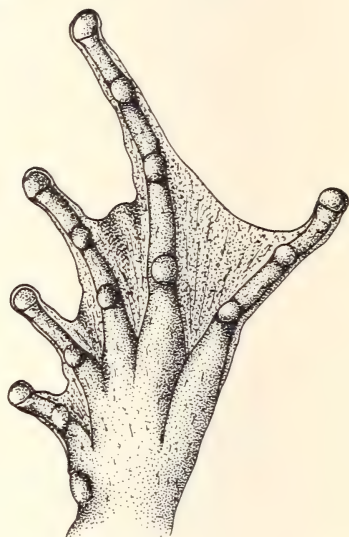
Fig. 152 à 155: *Rhacophorus williamsi* Guibé. Main, pied, types de coloration dorsale.



156



157

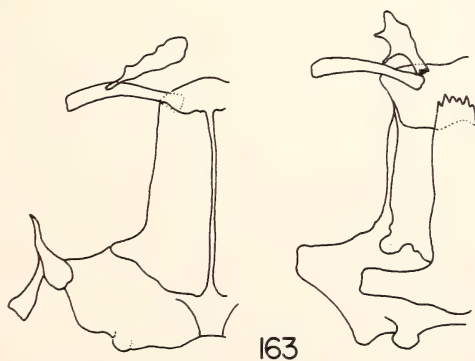
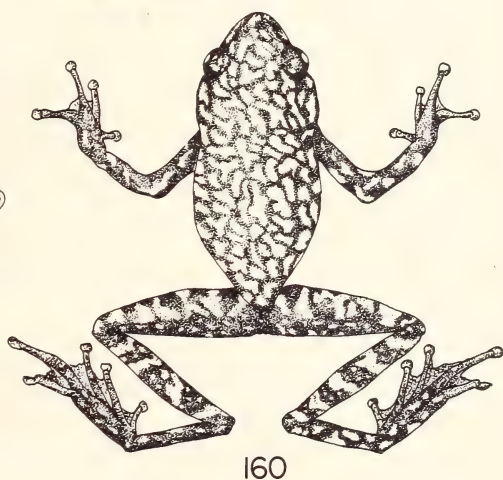
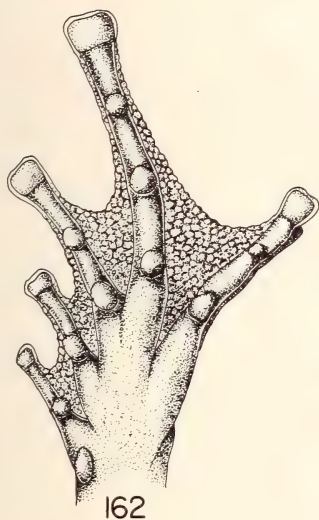
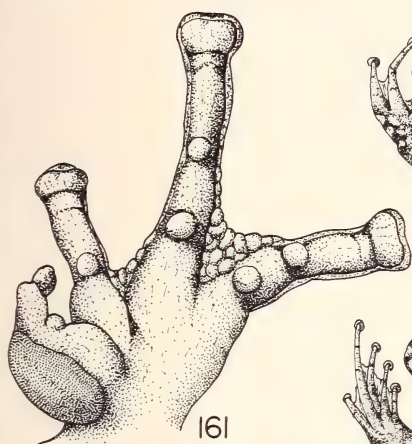


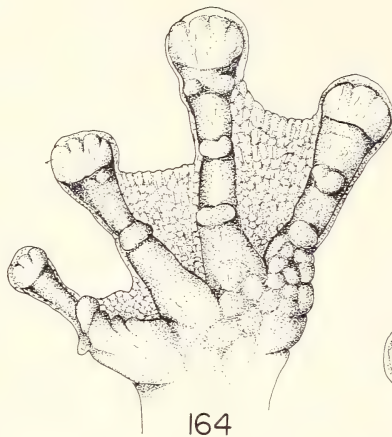
158

Fig. 156 à 158: *Rhacophorus boettgeri* Blgr. Aspect général, main et pied.

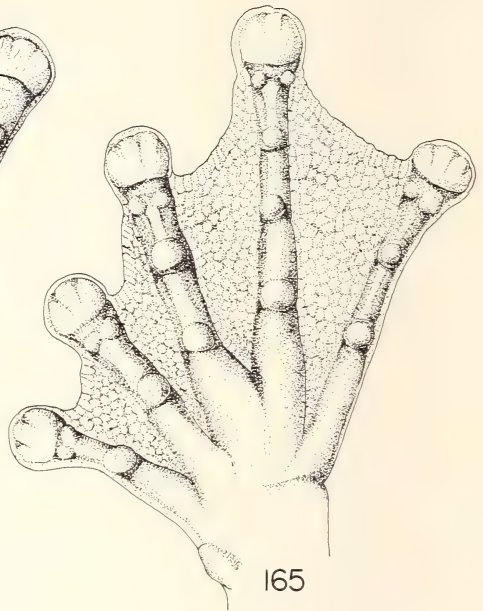
Fig. 159 à 162: *Rhacophorus brygooi* Guibé. Types de coloration, main et pied.

Fig. 163: *Rhacophorus brygooi* Guibé. Vue supérieure des éléments centraux du crâne.

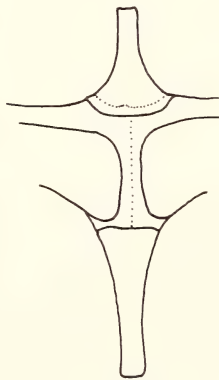




164



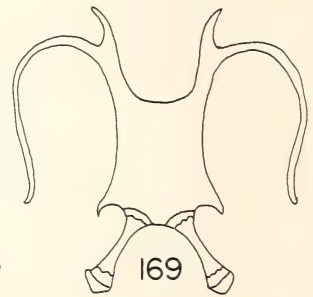
165



167



168



169

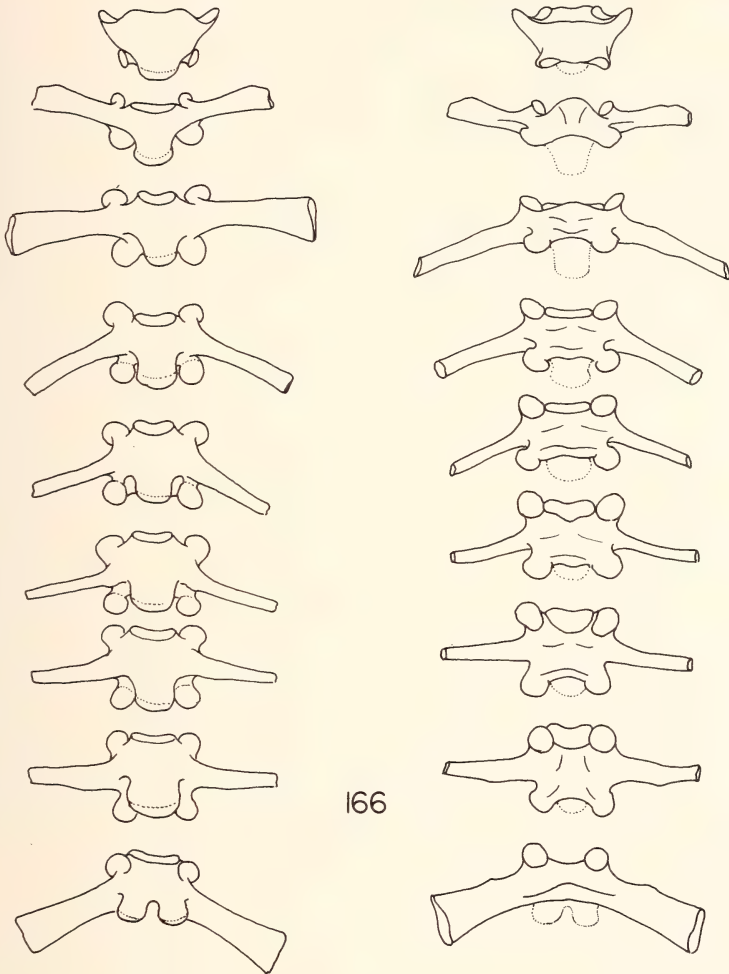


Fig. 164 & 165: *Rhacophorus albilabris* Blgr. Main et pied.

Fig. 166: *Rhacophorus goudoti* (Tschudi). Vue dorsale et ventrale de la colonne vertébrale.

Fig. 167 à 169: *Rhacophorus goudoti* (Tschudi). Ceinture scapulaire, vue supérieure des éléments centraux du crâne et hyoïde d'après Trewavas.

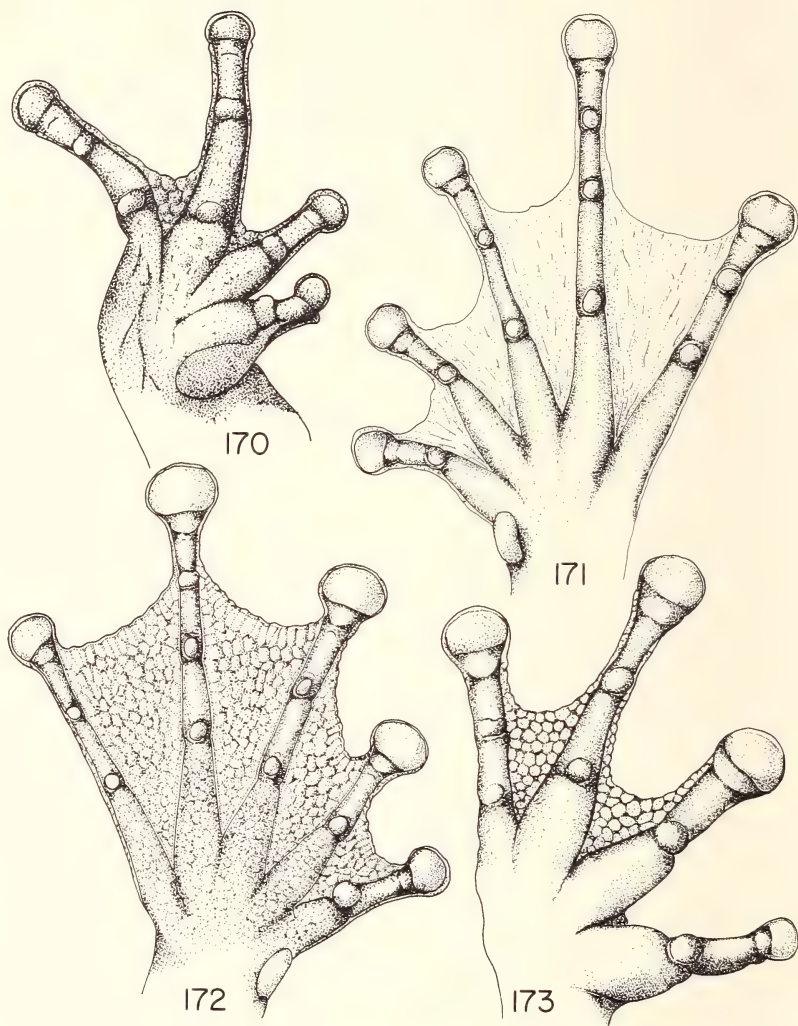
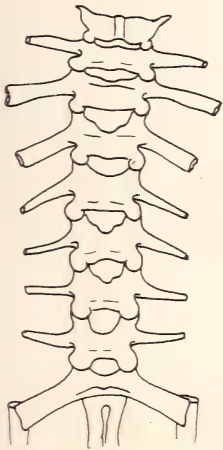
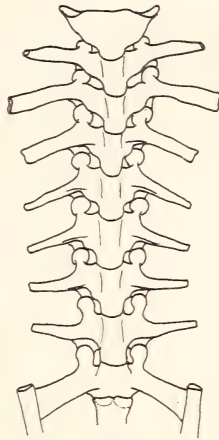


Fig. 170 & 171: *Rhacophorus goudoti* (Tschudi). Main et pied.

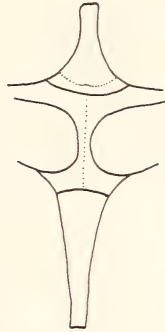
Fig. 172 & 173: *Rhacophorus luteus* Blgr. Main et pied.



174



175



176



177



Fig. 174 à 177: *Rhacophorus luteus* Blgr. Vue dorsale et ventrale de la colonne vertébrale, ceinture scapulaire, vue supérieure et inférieure des éléments centraux du crâne.

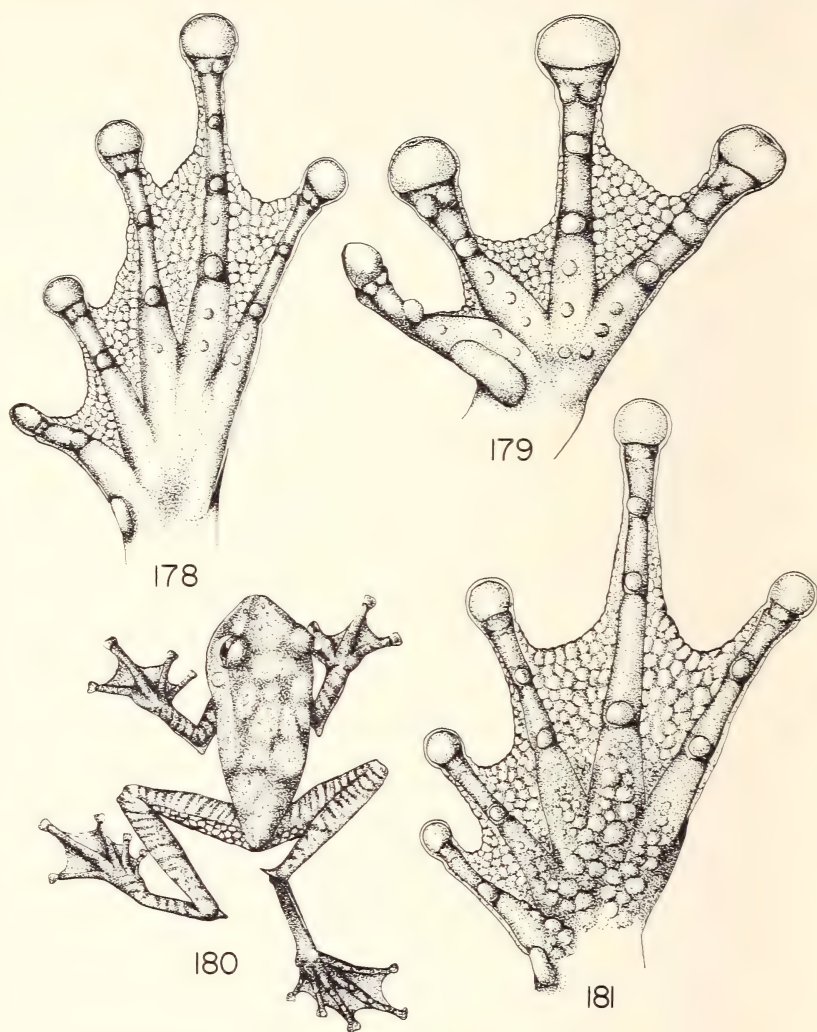


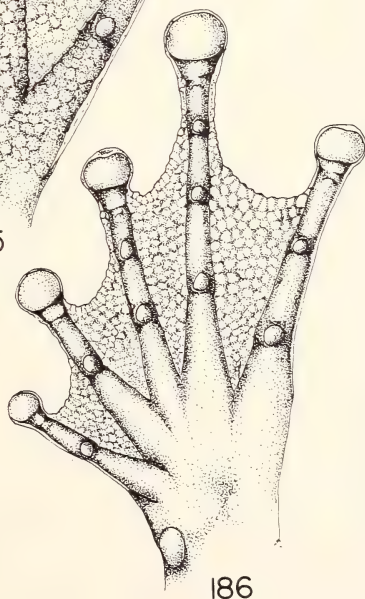
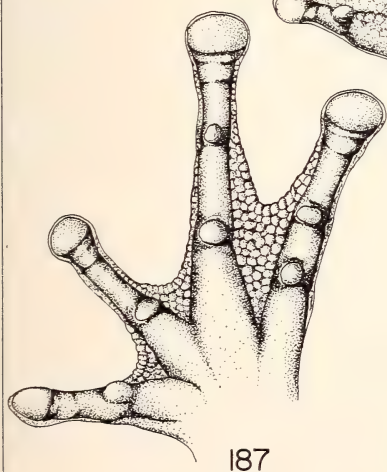
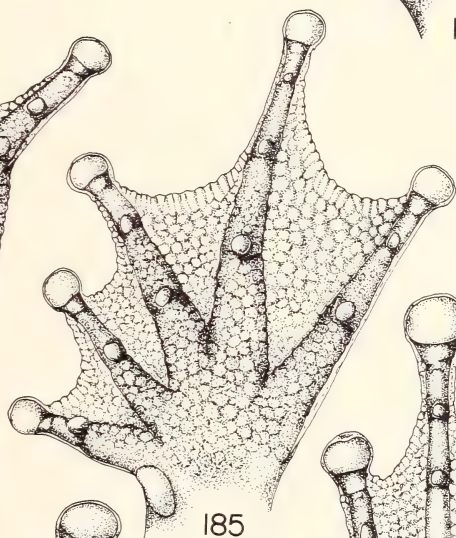
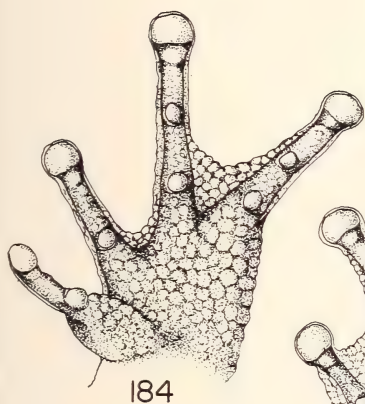
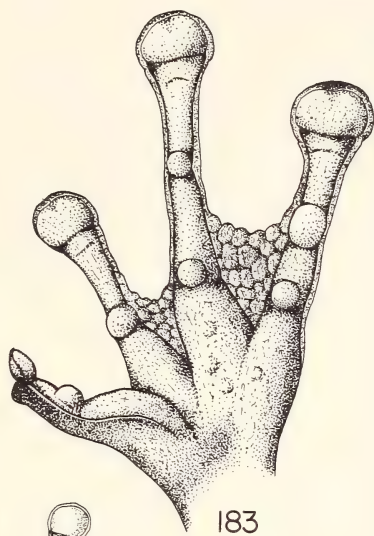
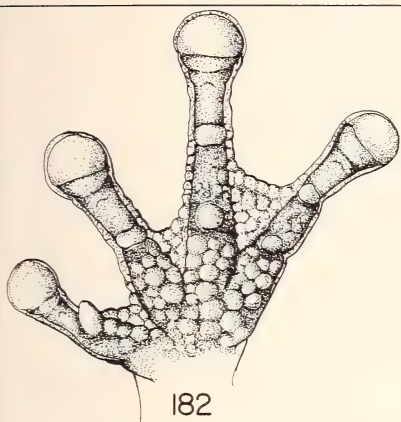
Fig. 178 à 180: *Rhacophorus madagascariensis* Peters. Pied, main, aspect général.

Fig. 181 & 182: *Rhacophorus rhodoscelis* Blgr. Pied et main.

Fig. 183: *Racophorus hyloides* E. Ahl. Pied.

Fig. 184 & 185: *Rhacophorus laurenti* (Guibé). Main et pied.

Fig. 186 & 187: *Rhacophorus majori* Blgr. Main et pied.



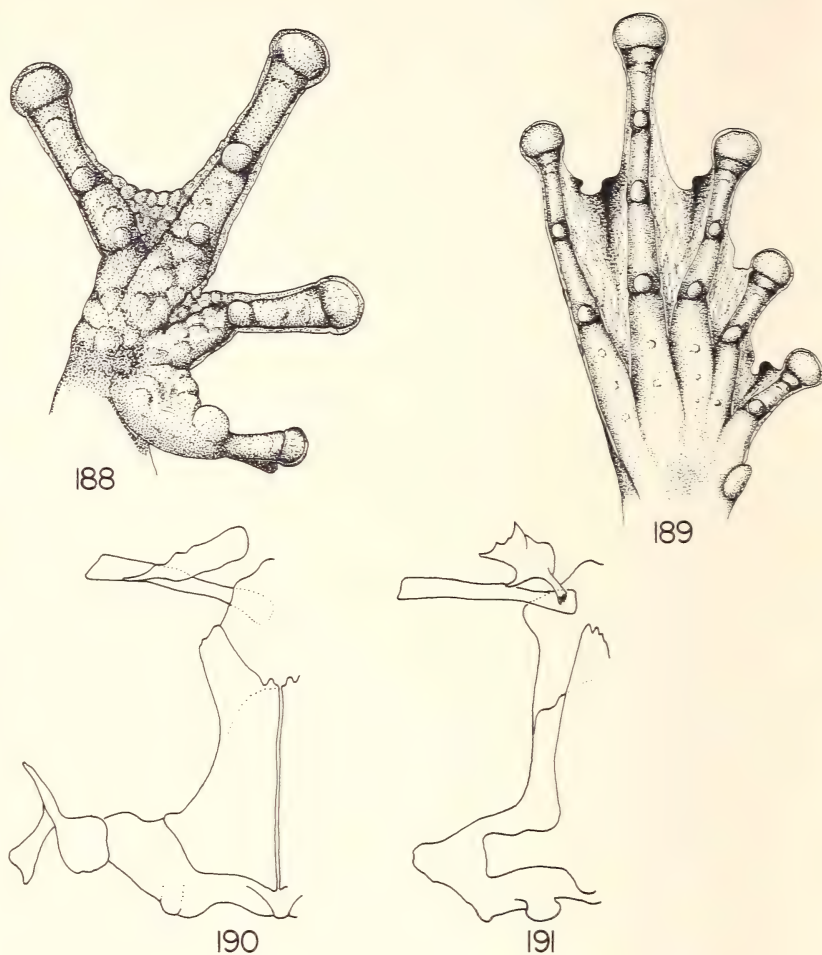


Fig. 188 à 191: *Rhacophorus callichromus* E. Ahl. Main, pied, vue supérieure et inférieure des éléments centraux du crâne.

Fig. 192: *Trachymantis ventrimaculata* Angel.

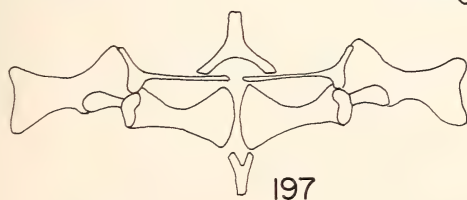
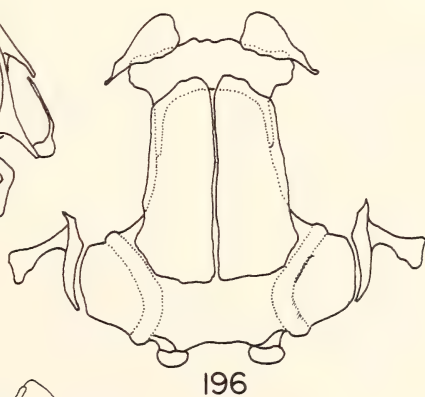
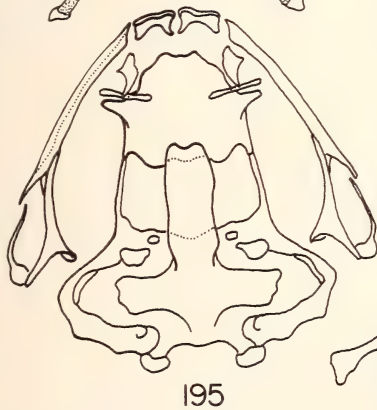
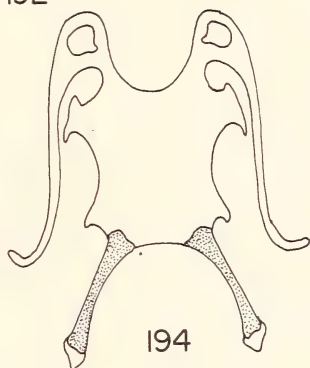
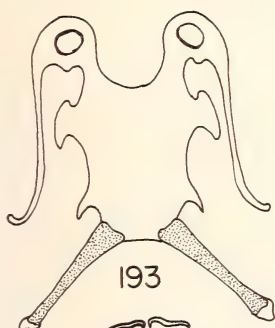
Fig. 193: *Mantella cowani* Blgr. Hyoïde.

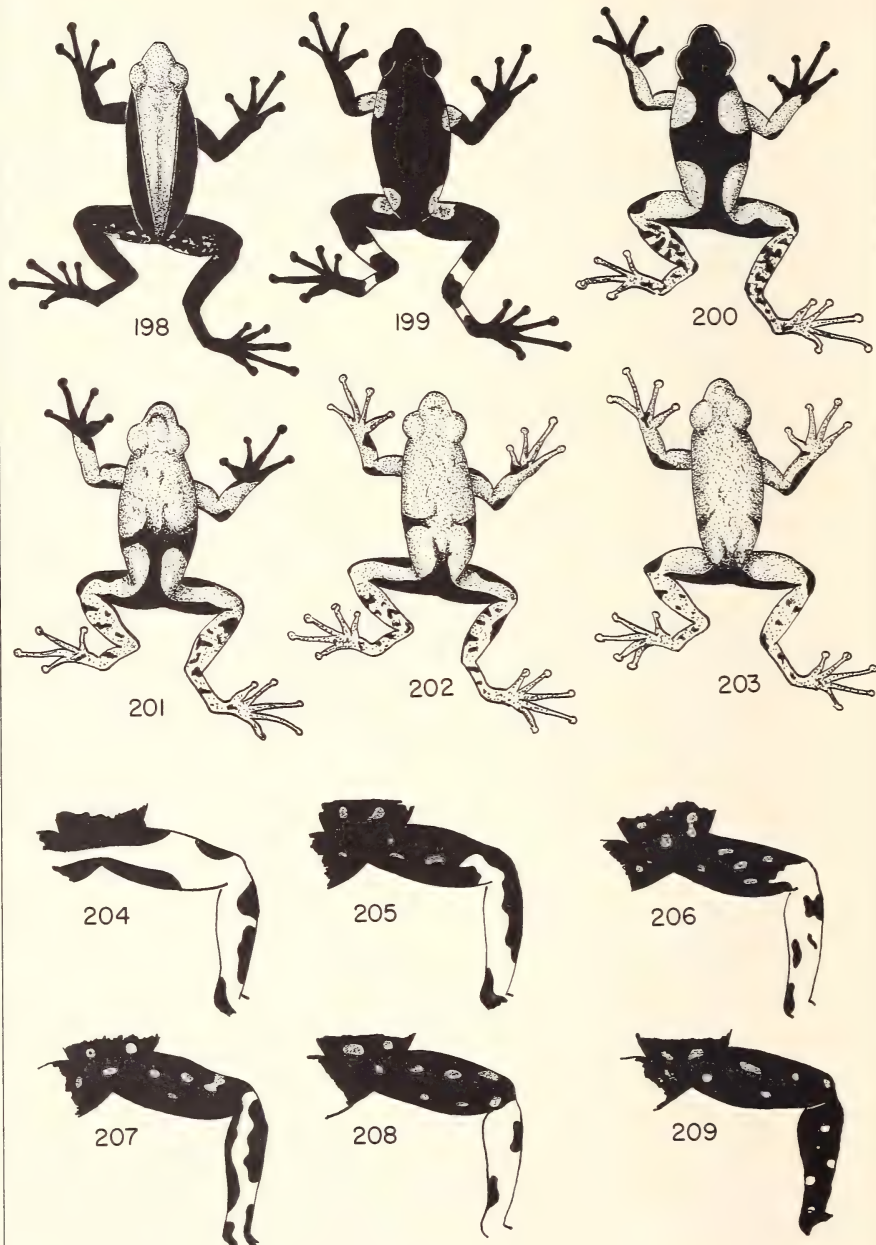
Fig. 194: *Mantella betsileo* (Grand.). Hyoïde.

Fig. 195 à 197: *Mantella cowani* Blgr. Vue supérieure et inférieure des éléments centraux du crâne, ceinture scapulaire.



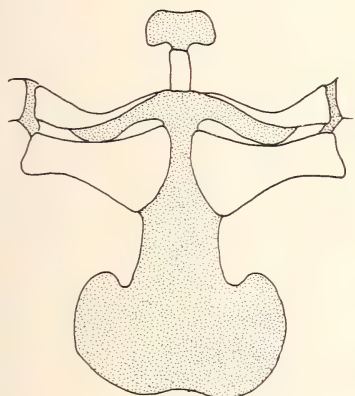
192



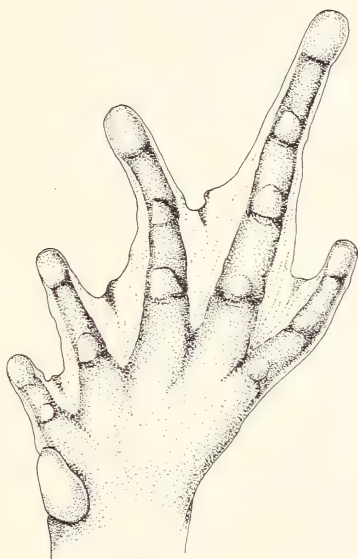




211



210



212

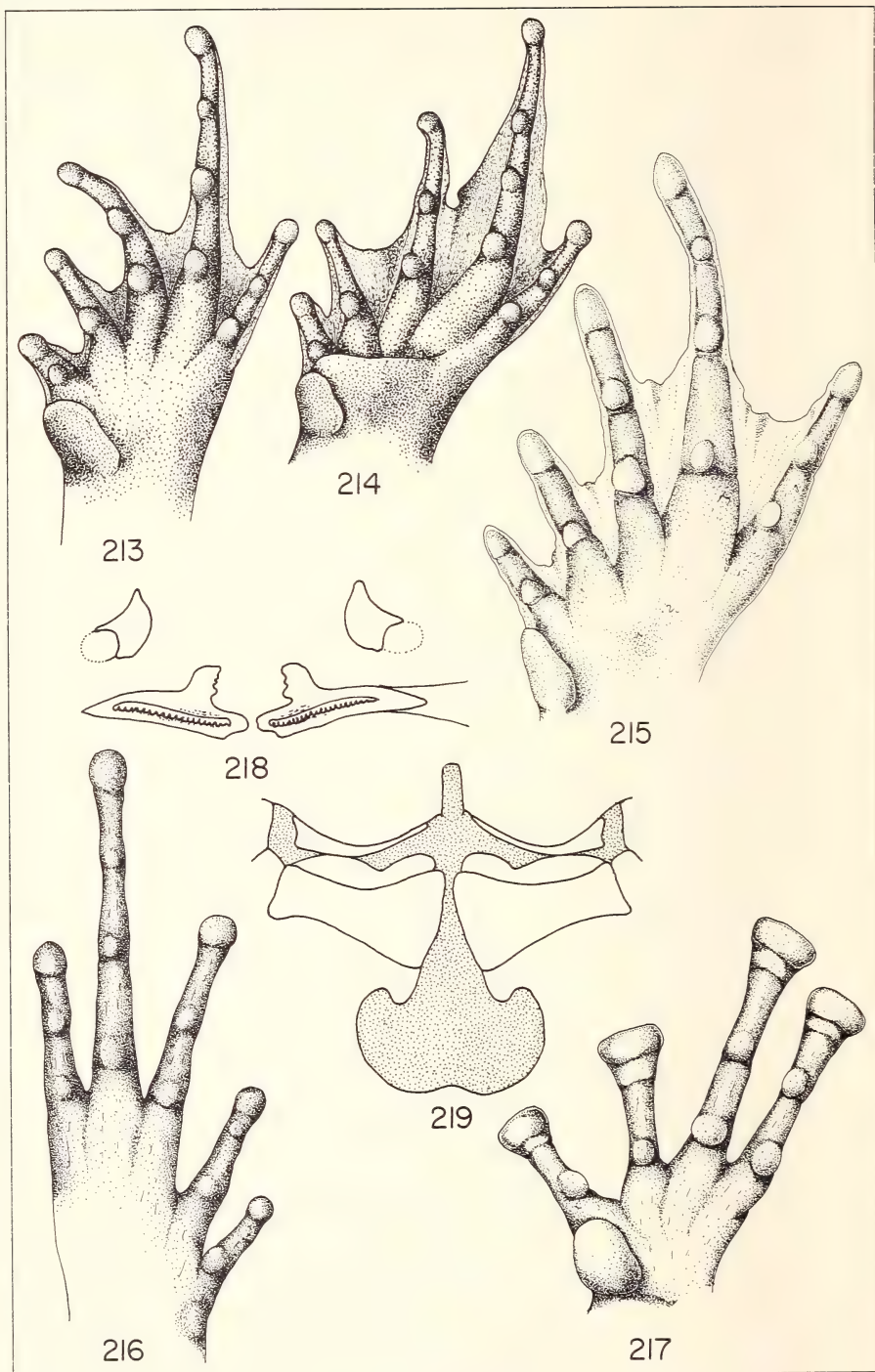
Fig. 198: *Mantella betsileo* (Grand.). Coloration dorsale.

Fig. 199 à 203: *Mantella cowani* Blgr. Variations de la coloration dorsale.

Fig. 204: *Mantella pulchra* Parker. Coloration de la face inférieure de la cuisse et de la jambe.

Fig. 205 à 209: *Mantella cowani* Blgr. Variations de la colorations de la face inférieure de la cuisse et de la jambe.

Fig. 210 à 212: *Discophus antongili* Grand. Ceinture scapulaire et dents vomériennes d'après Parker.





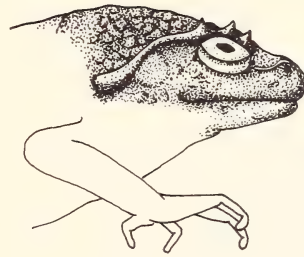
220



221



222



223

Fig. 213 & 214: *Discophus insularis* Grand. Pied d'une femelle et d'un mâle.

Fig. 215: *Discophus guineti* (Grand). Pied.

Fig. 216 à 219: *Mantipus inguinalis* (Blgr.). Main, pied, ceinture scapulaire et dents vomériennes (d'après Parker).

Fig. 220 & 221: *Mantipus laevipes* (Mocquard). Main et pied.

Fig. 222: *Mantipus minutus* Guibé. Aspect de la face ventrale.

Fig. 223: *Mantipus serratopalpebrosus* Guibé. Profil de la tête.

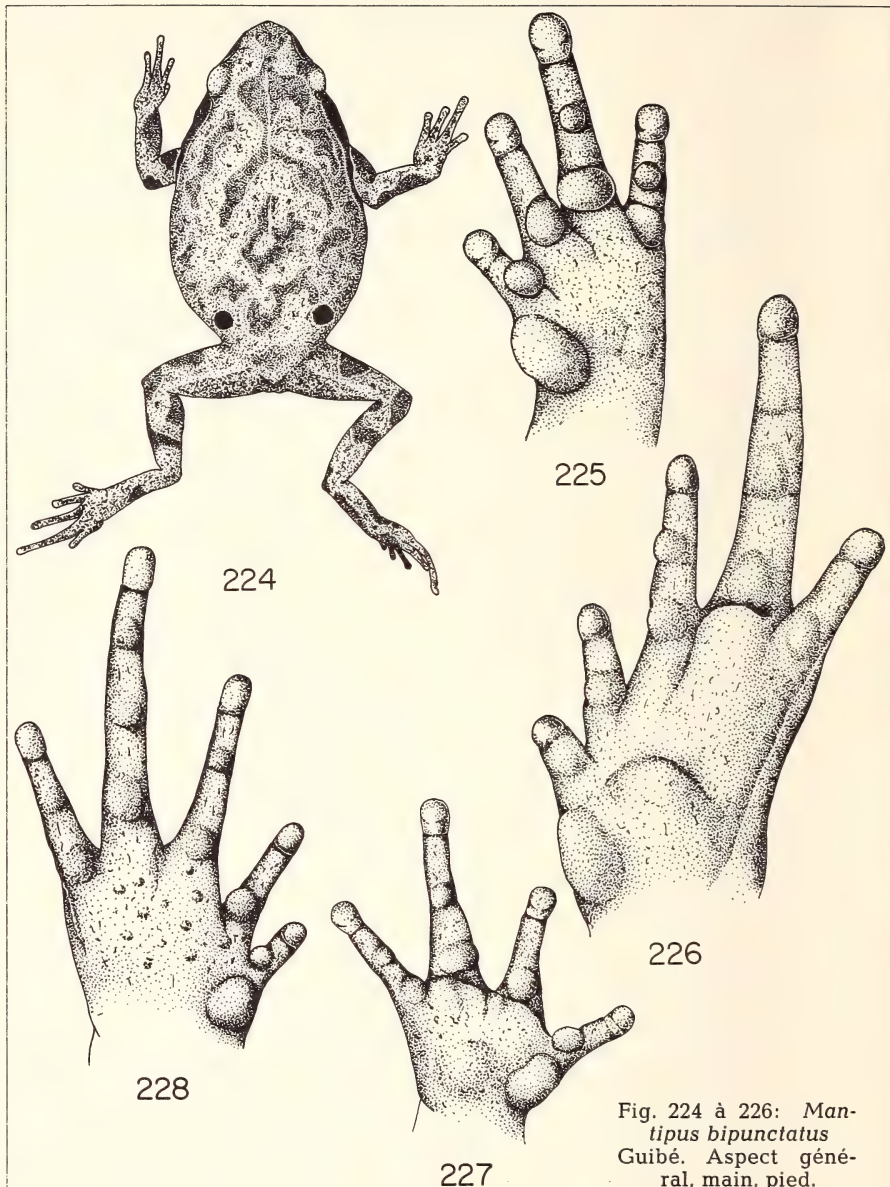
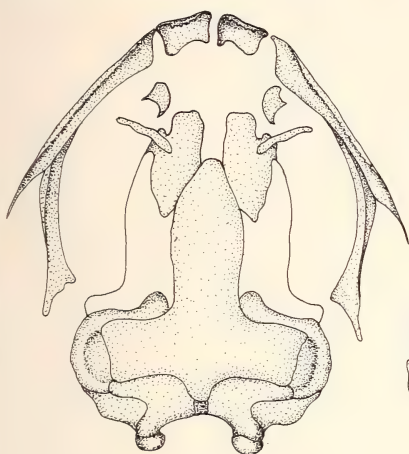


Fig. 224 à 226: *Mantipus bipunctatus* Guibé. Aspect général, main, pied.

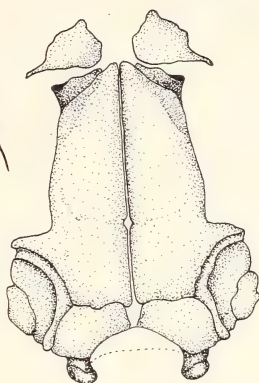
Fig. 227 & 228: *Mantipus guentherpetersi* Guibé. Main et pied.

Fig. 229 à 232: *Anodonthyla boulengeri* F. Müller. Face inférieure et supérieure du crâne, vue dorsale de la colonne vertébrale et ceinture scapulaire d'après Parker.

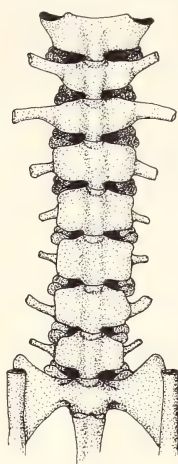
Fig. 233 à 236: *Anodonthyla boulengeri* F. Müller. Main et pied chez la femelle et le mâle.



229



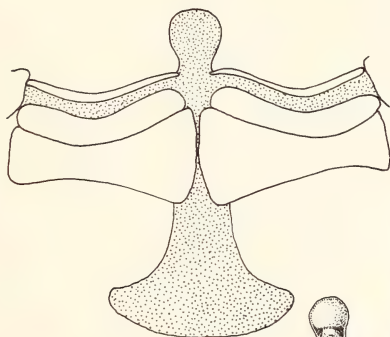
230



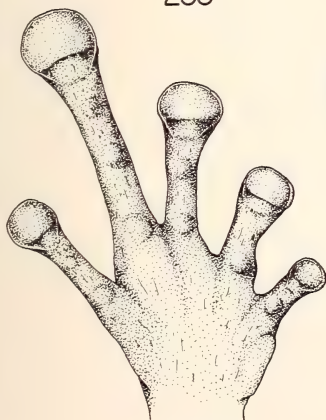
231



233



232



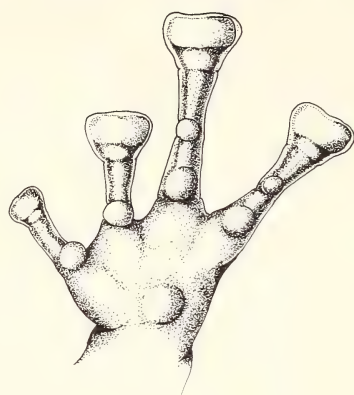
235



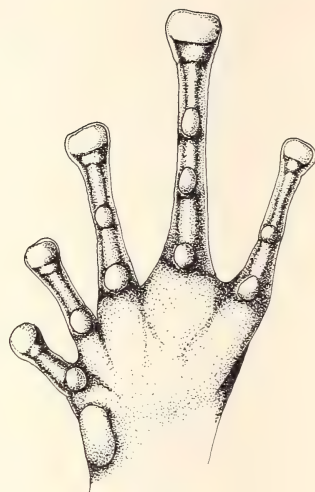
236



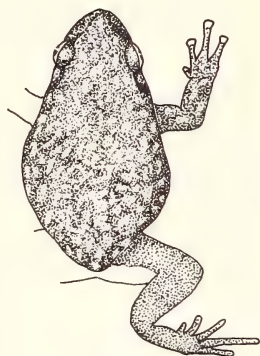
234



237



238



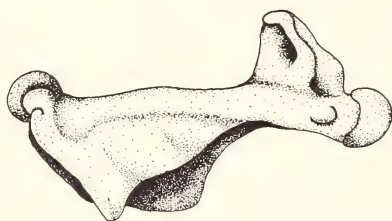
239



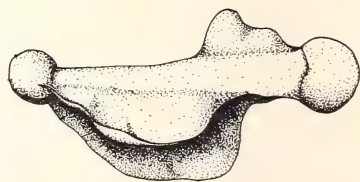
240



241



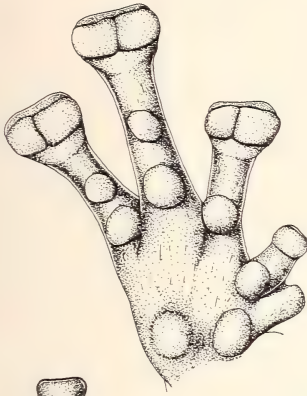
242



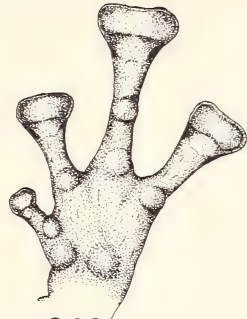
243



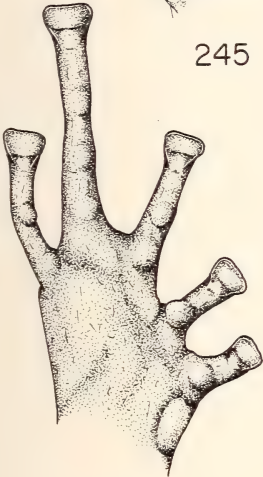
244



245



246



247



248

Fig. 237 à 241: *Anodonthyla montana* Angel. Main, pied, variations du dessin dorsal.

Fig. 242: *Anodonthyla rouxae* Guibé. Humérus du mâle.

Fig. 243: *Anodonthyla boulengeri* F. Müller. Humérus du mâle.

Fig. 244: *Anodonthyla montana* Angel. Humérus du mâle.

Fig. 245 à 248: *Anodonthyla rouxae* Guibé. Main d'un mâle et d'une femelle, pied, aspect général.

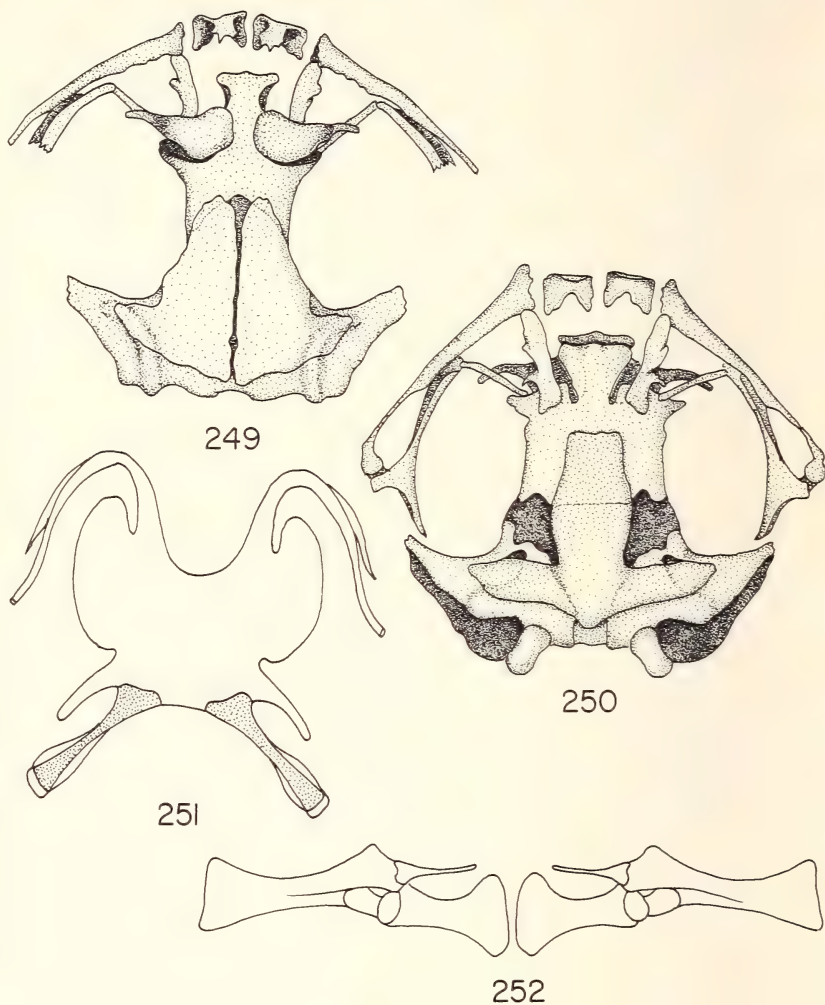
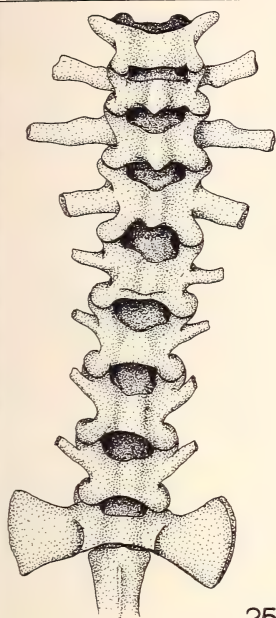


Fig. 249 à 252: *Pseudohemismus calcaratus* (Mocquard). Vue supérieure et inférieure du crâne, hyoïde, ceinture scapulaire.

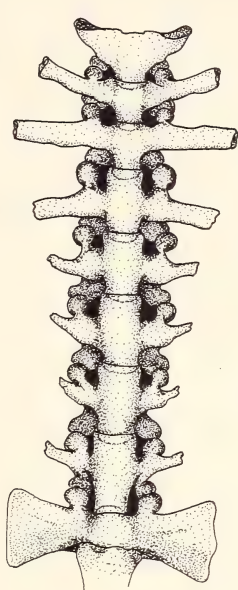
Fig. 253: *Pseudohemismus calcaratus* (Mocquard). Vue dorsale et ventrale de la colonne vertébrale.

Fig. 254 à 256: *Pseudohemismus calcaratus* (Mocquard). Aspect général, main et pied.

Fig. 257: *Pseudohemismus madagascariensis* (Blgr.). Pied.



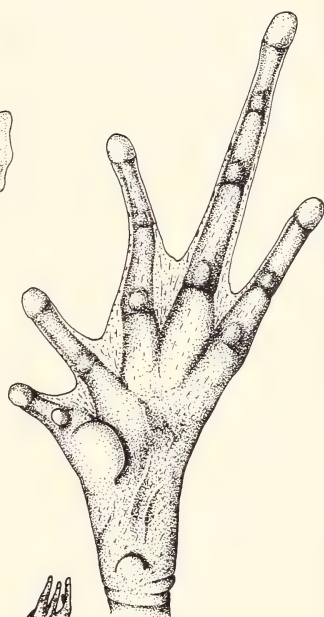
253



255



256



257



254

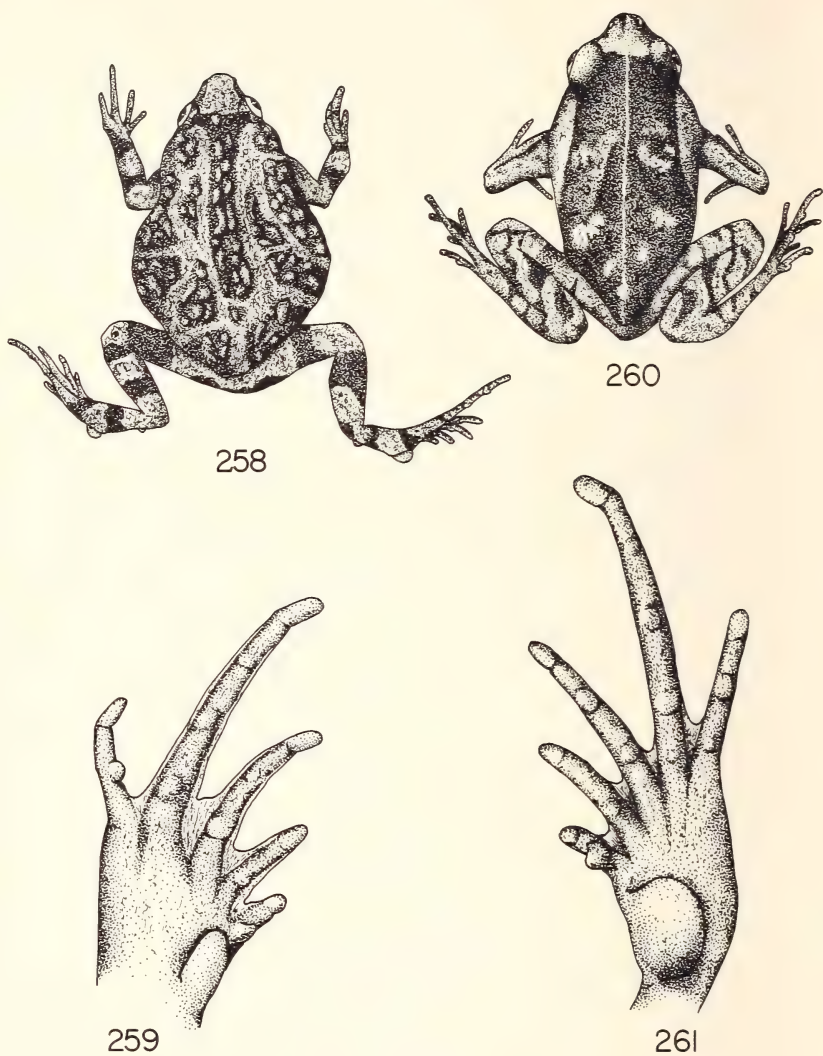
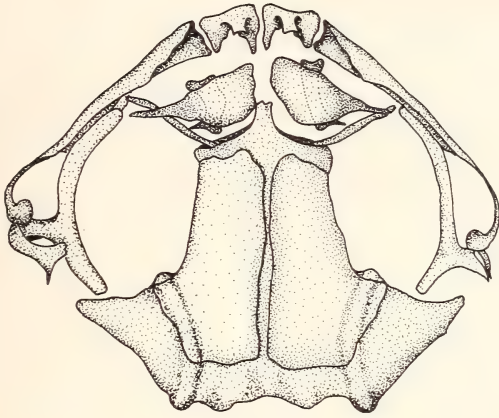
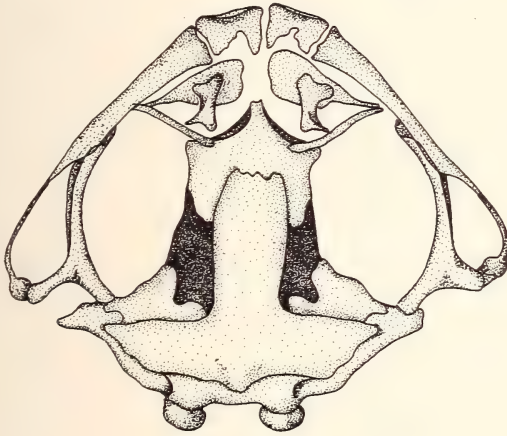


Fig. 258 & 259: *Pseudohemismus pustulosus* Angel et Guibé.
Aspect général et pied.

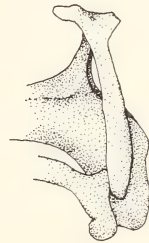
Fig. 260 & 261: *Pseudohemismus granulatus* Guibé. Aspect général et pied.



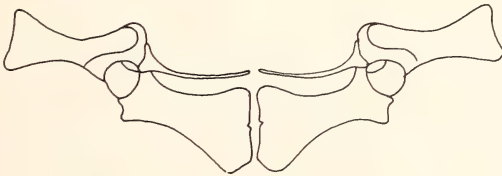
262



263

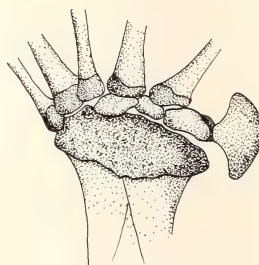
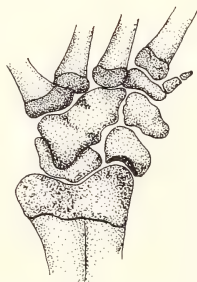
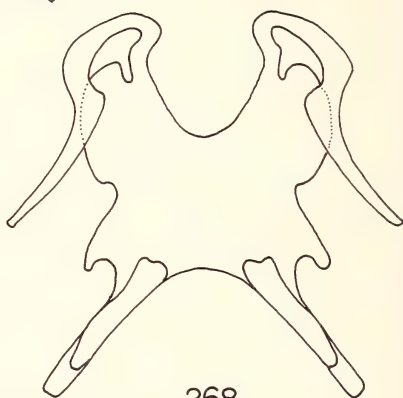
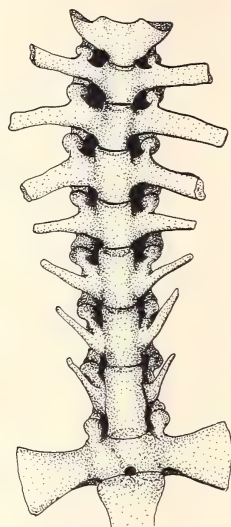
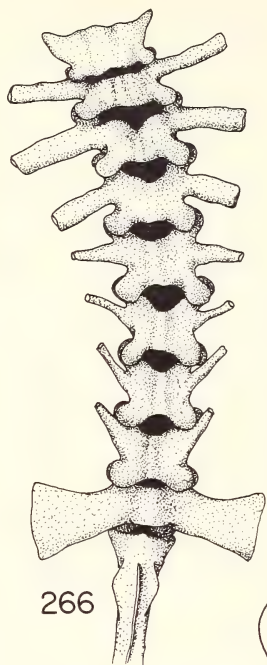


264



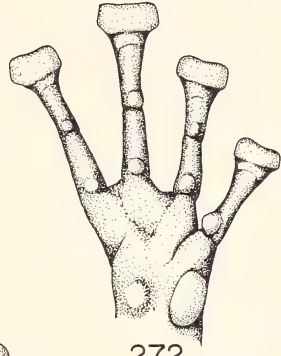
265

Fig. 262 à 265: *Scaphiophryne marmorata* Blgr. Vue supérieure et inférieure du crâne, squamosal, ceinture scapulaire.

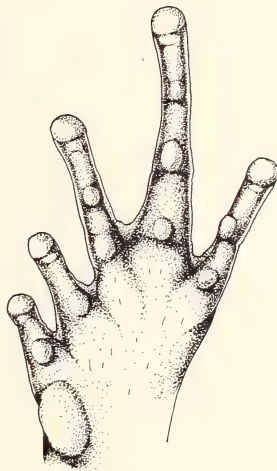




271



272



273

Fig. 266 à 270: *Scaphiophryne marmorata* Blgr. Vue dorsale et ventrale de la colonne vertébrale, hyoïde, squelette de la main et du pied.

Fig. 271 à 273: *Scaphiophryne marmorata* Blgr. Aspect général (d'après Steindachner), main et pied.

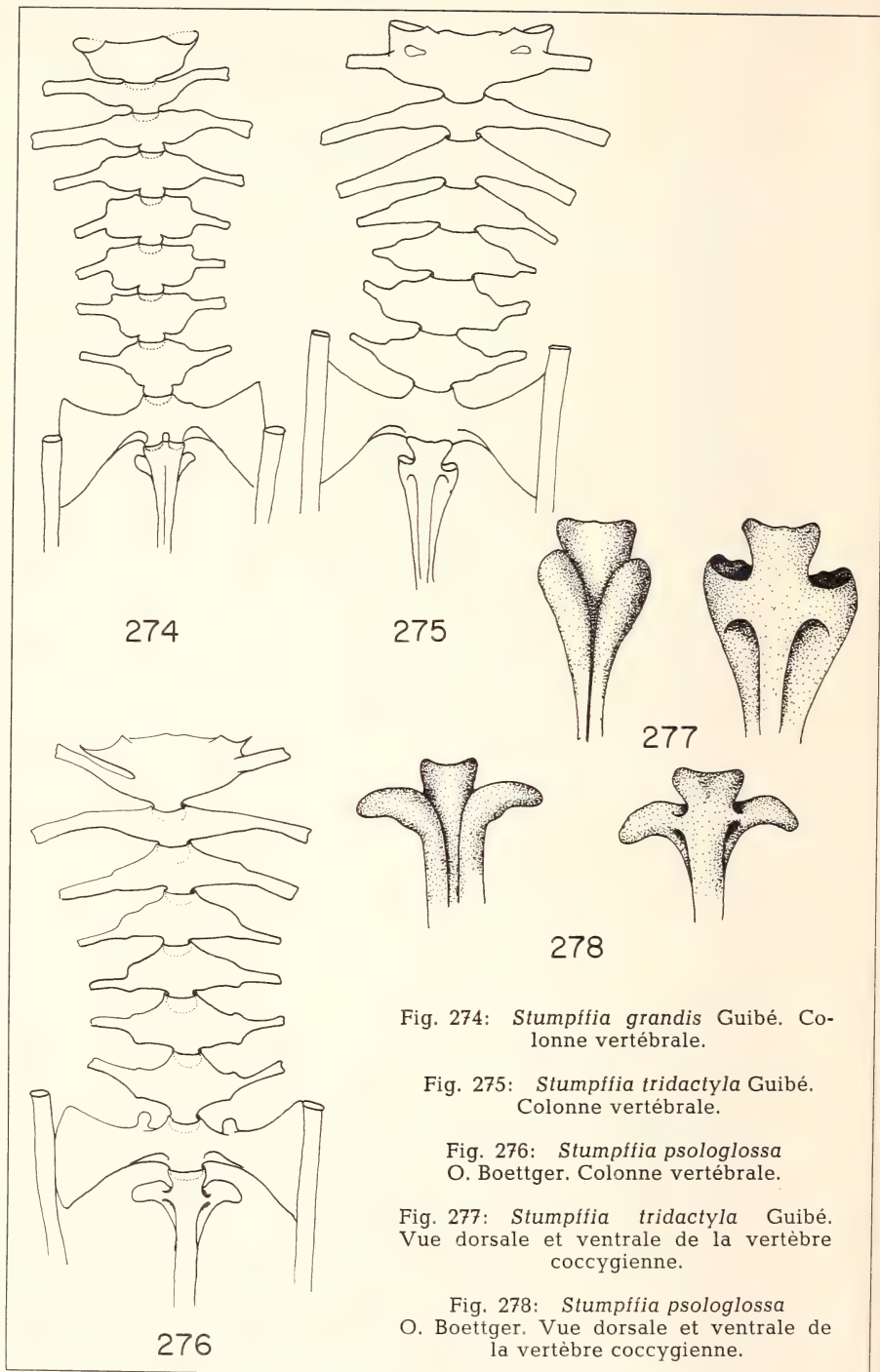


Fig. 274: *Stumpffia grandis* Guibé. Colonne vertébrale.

Fig. 275: *Stumpffia tridactyla* Guibé. Colonne vertébrale.

Fig. 276: *Stumpffia psologlossa* O. Boettger. Colonne vertébrale.

Fig. 277: *Stumpffia tridactyla* Guibé. Vue dorsale et ventrale de la vertèbre coccygienne.

Fig. 278: *Stumpffia psologlossa* O. Boettger. Vue dorsale et ventrale de la vertèbre coccygienne.

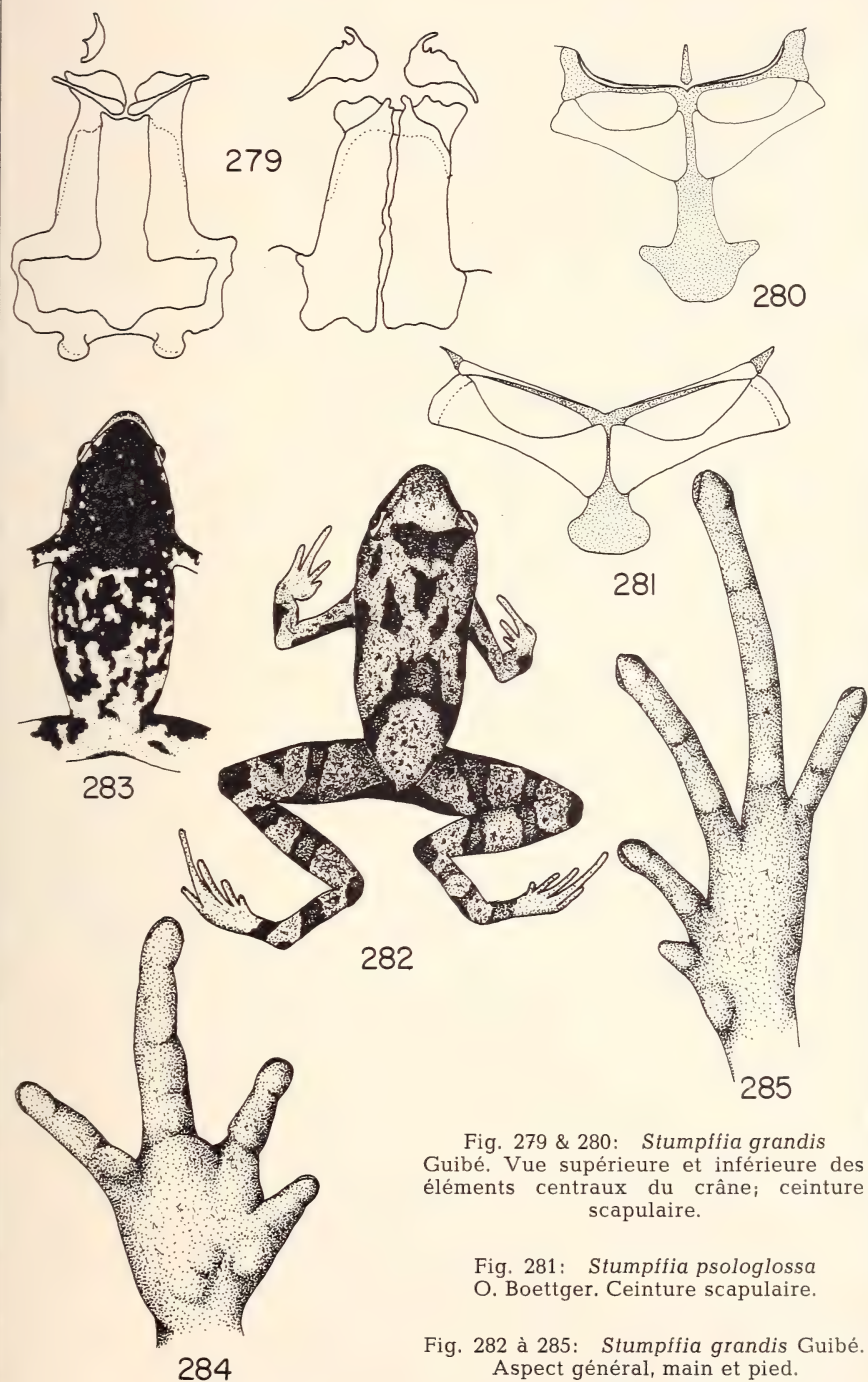


Fig. 279 & 280: *Stumpffia grandis* Guibé. Vue supérieure et inférieure des éléments centraux du crâne; ceinture scapulaire.

Fig. 281: *Stumpffia psologlossa* O. Boettger. Ceinture scapulaire.

Fig. 282 à 285: *Stumpffia grandis* Guibé. Aspect général, main et pied.

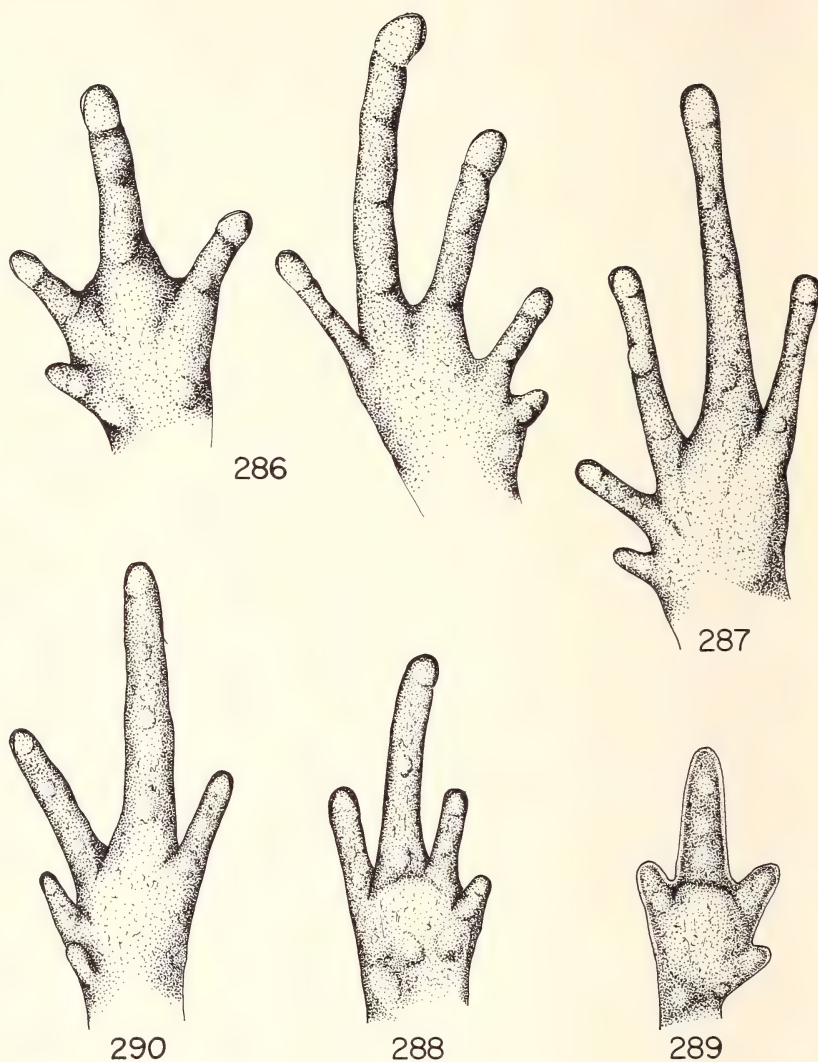
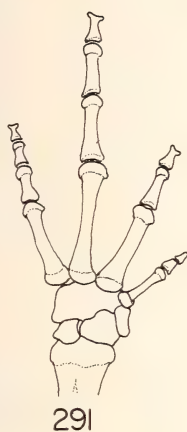
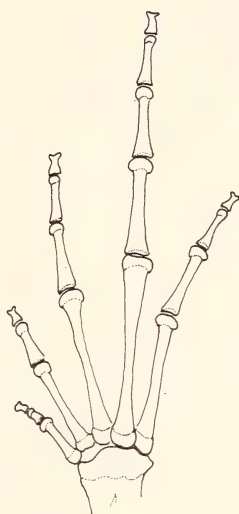


Fig. 286: *Stumpffia roseifemoralis* Guibé. Main et pied.

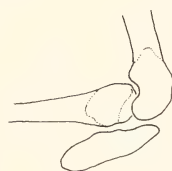
Fig. 287 à 293: *Stumpffia psologlossa* O. Boettger. Main et pied chez un adulte et un juvénile, squelette de la main et du pied, *patella crurotibialis*.



291



292



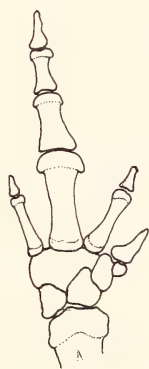
293



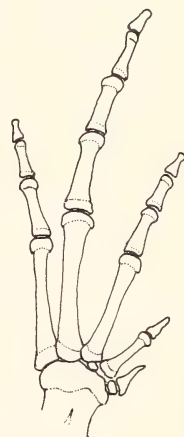
294



295



296



297

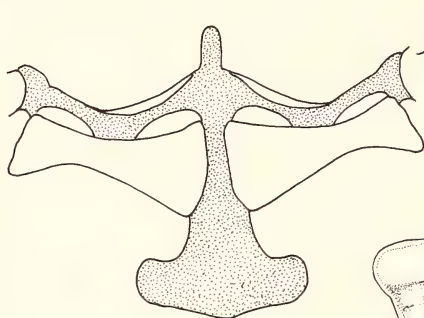
Fig. 294 à 297: *Stumpffia tridactyla* Guibé. Main, pied, et leur squelette.



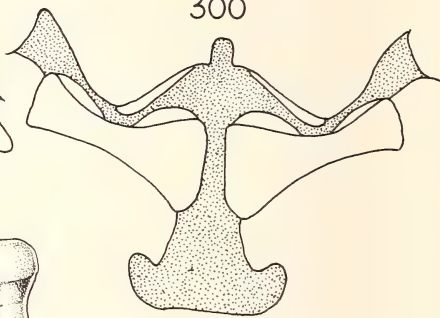
298



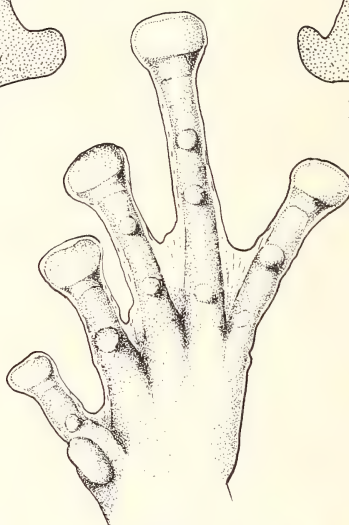
300



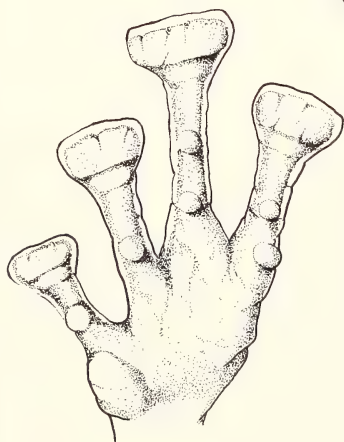
299



301



302



303



304

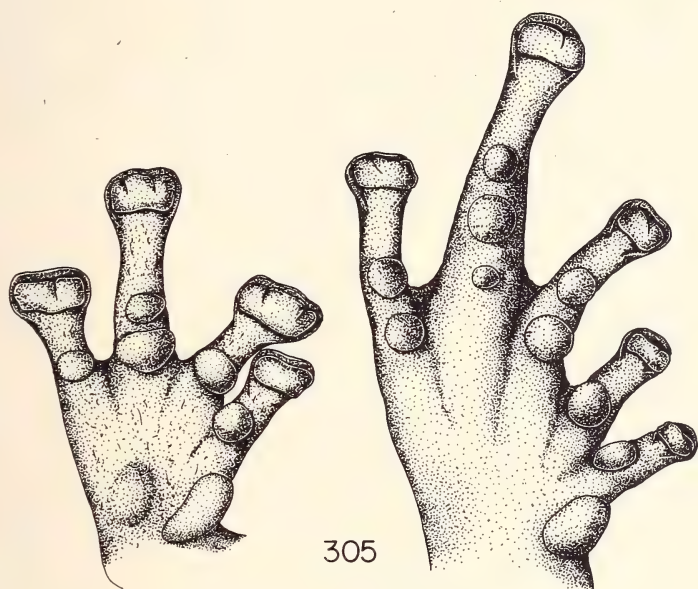
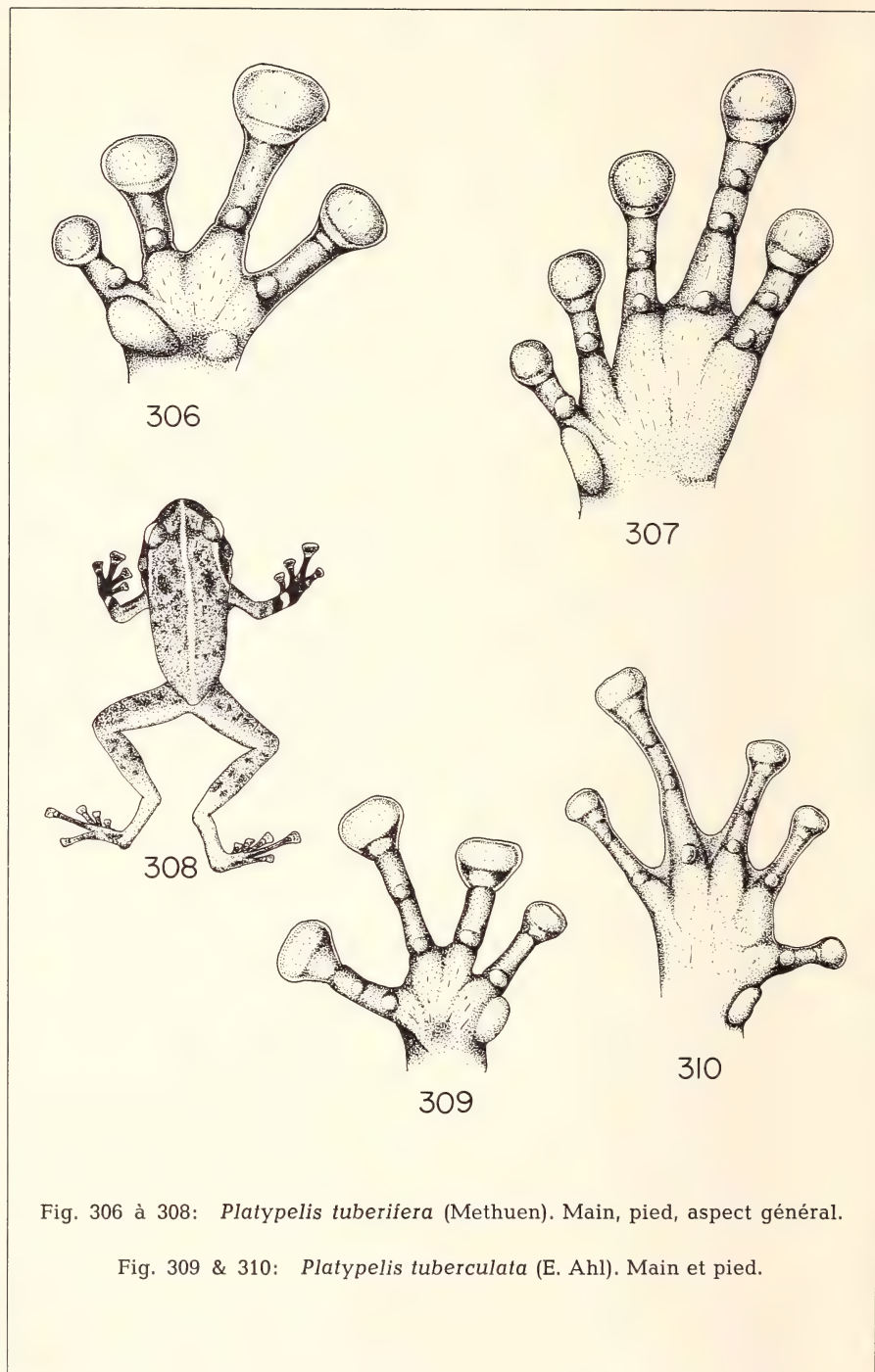


Fig. 298 & 299: *Platypelis cowani* Blgr. Dents vomériennes et ceinture scapulaire (d'après Parker).

Fig. 300 & 301: *Platypelis grandis* (Blgr.). Dents vomériennes et ceinture scapulaire (d'après Parker).

Fig. 302 à 304: *Platypelis grandis* (Blgr.). Main, pied, aspect général.

Fig. 305: *Platypelis alticola* (Guibé). Main et pied.



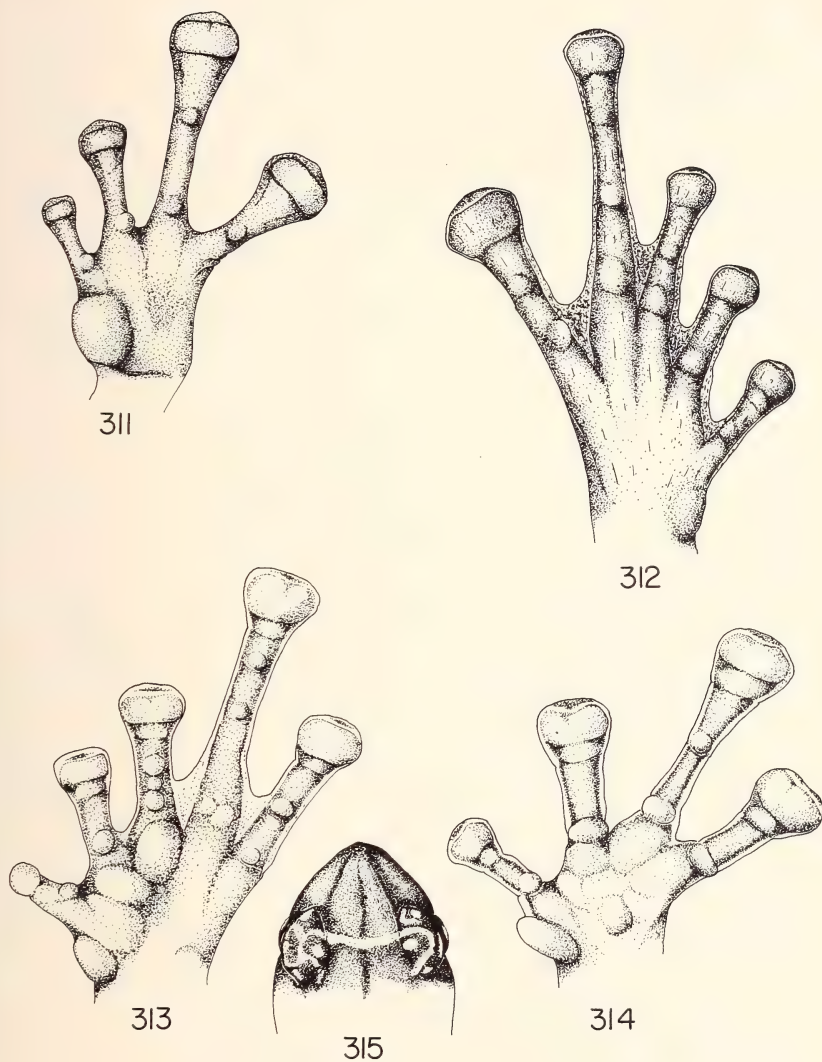
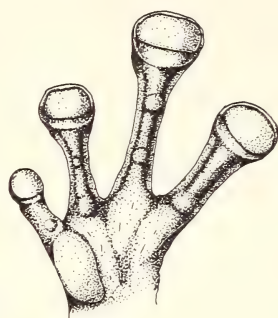
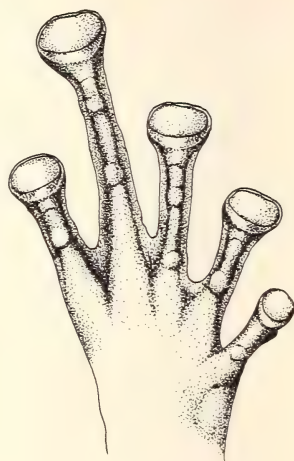


Fig. 311 & 312: *Platypelis pollicaris* Blgr. Main et pied.

Fig. 313 à 315: *Platypelis tsaratananaensis* Guibé. Main, pied et dessus de la tête.



316

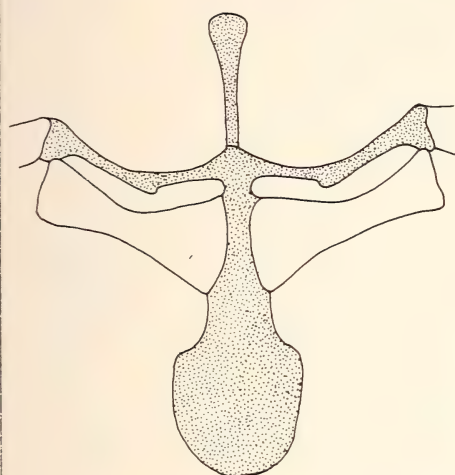


317

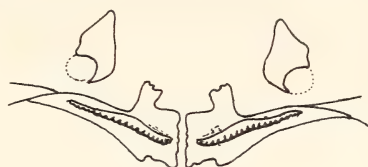


318

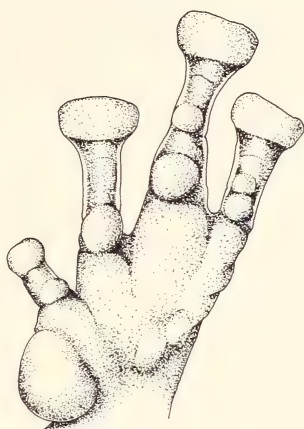
Fig. 316 à 318: *Platypelis milloti* Guibé. Main, pied, aspect général.



319



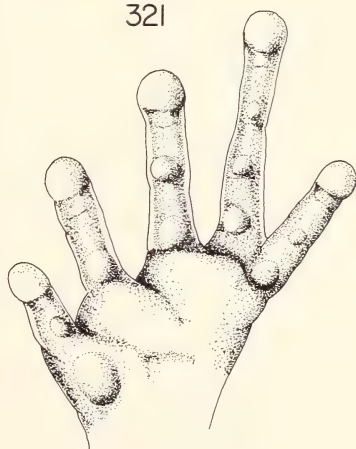
320



321



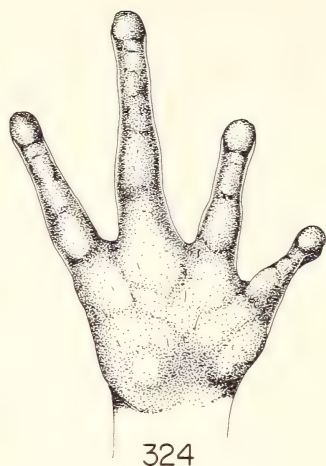
323



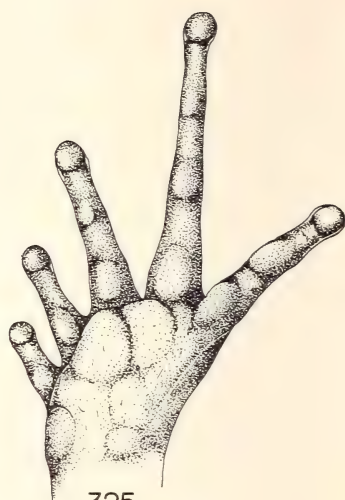
322

Fig. 319 & 320: *Plethodontohyla notosticta* (Gthr.). Ceinture scapulaire et dents vomériennes (d'après Parker).

Fig. 321 à 323: *Plethodontohyla notosticta* (Gthr.). Main, pied, aspect général.



324



325



326



327



328

Fig. 324 à 326: *Plethodontohyla ocellata* Noble et Parker. Main, pied, aspect général.

Fig. 327 & 328: *Plethodontohyla coudreaui* Angel. Main et pied.

Fig. 329 à 331: *Plethodontohyla alluaudi* (Mocquard). Pied, main, aspect général.

Fig. 332 à 334: *Plethodontohyla laevis* (O. Boettger). Main, pied, aspect général.



329



330



331



332



333



334

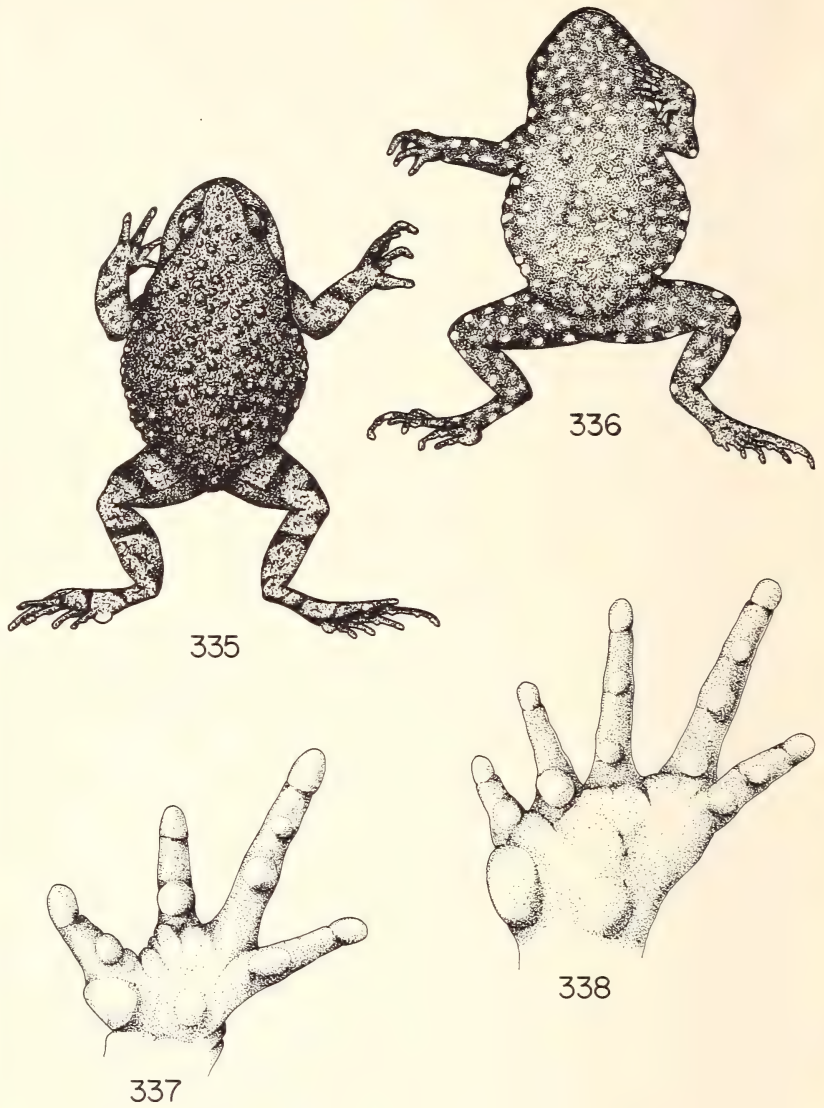
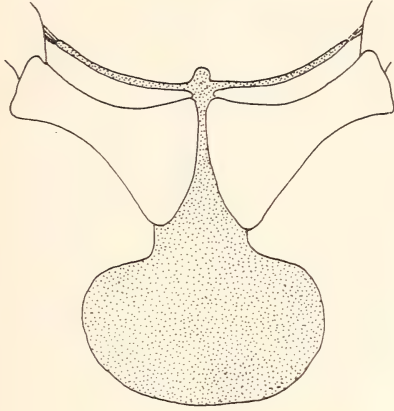


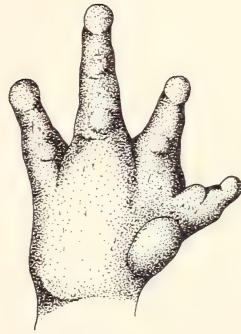
Fig. 335 à 338: *Plethodontohyla tuberata* (Peters). Aspect général, main et pied.



339



340



341

Fig. 339 à 341: *Rhombophryne testudo* O. Boettger. Ceinture scapulaire (d'après Parker), main et pied.

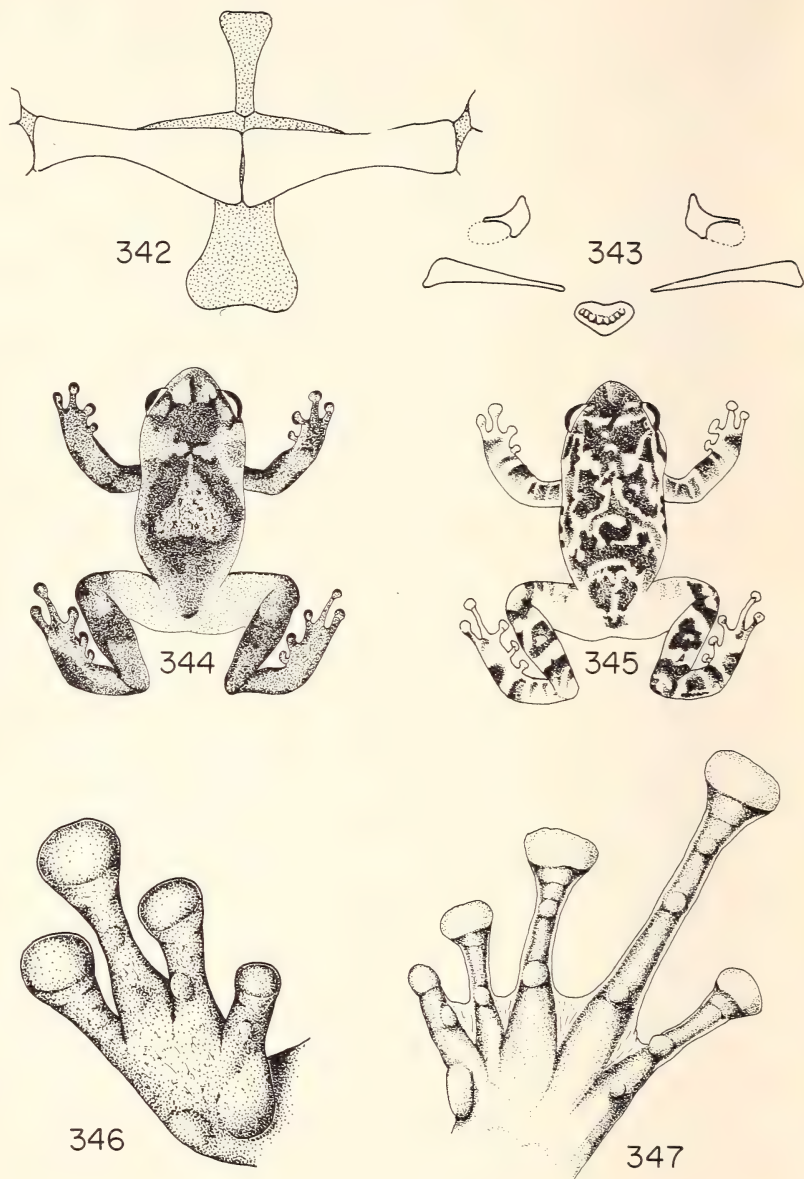
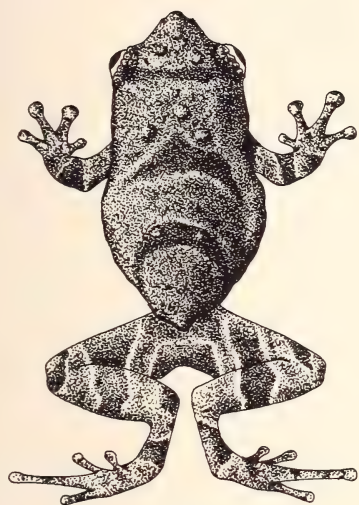
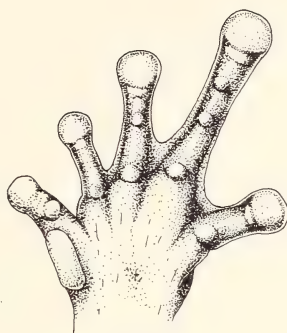


Fig. 342 à 347: *Cophyla phyllodactyla* O. Boettger. Ceinture scapulaire et dents vomériennes (d'après Parker), deux aspects de la coloration, main et pied.



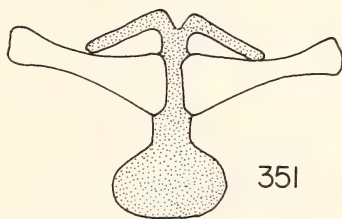
348



349

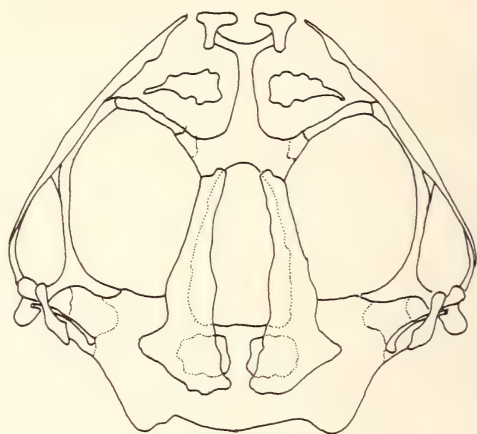


350

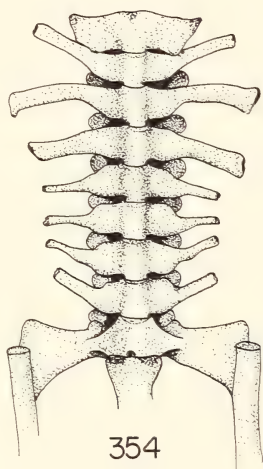


351

Fig. 348 à 351: *Paracophyla tuberculata* Millot et Guibé. Aspect général, profil de la tête, ceinture scapulaire, pied.



352



354



353

Fig. 352 à 354: *Madecassophryne truebae* Guibé. Vue supérieure et inférieure du crâne, vue dorsale de la colonne vertébrale.

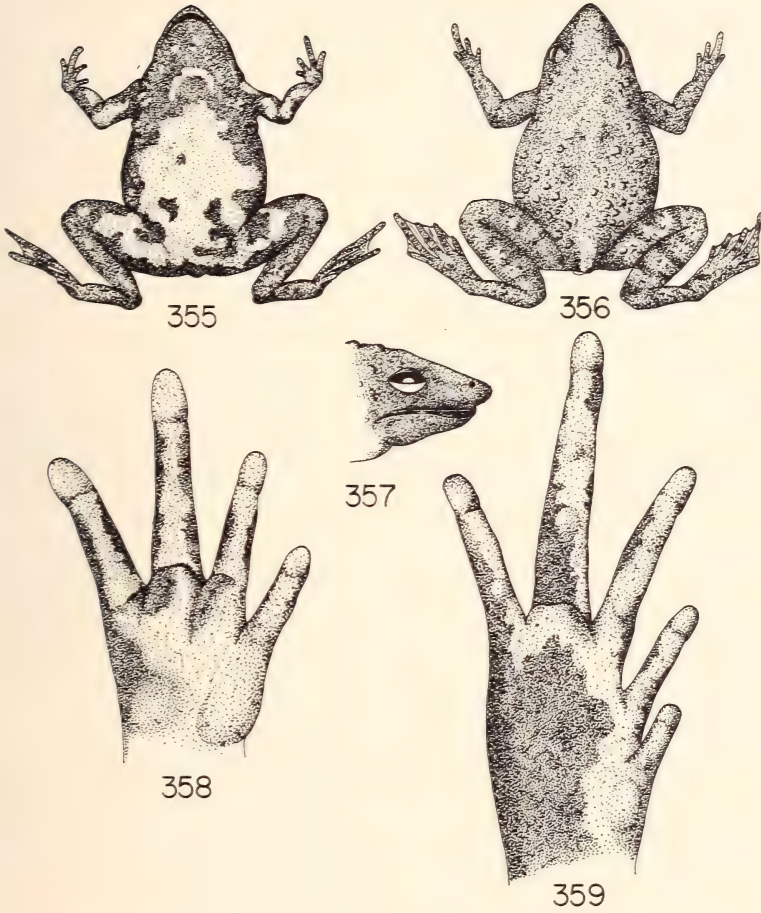
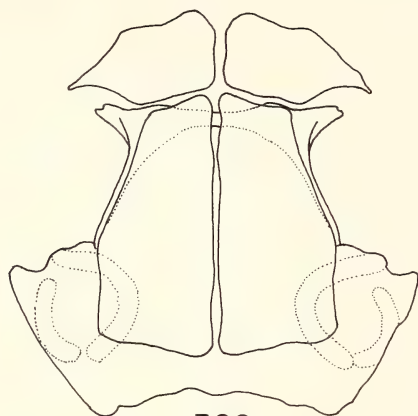
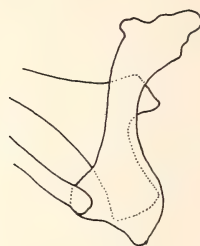


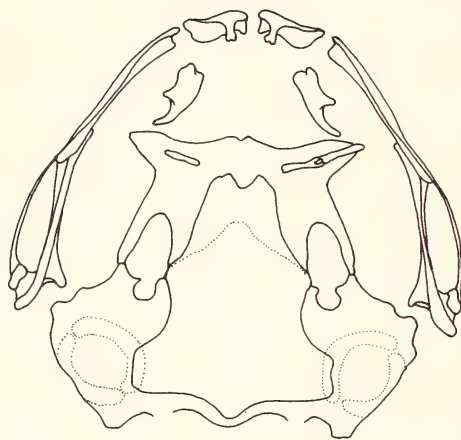
Fig. 355 à 359: *Madecassophryne truebae* Guibé. Aspect général, profil de la tête, main et pied.



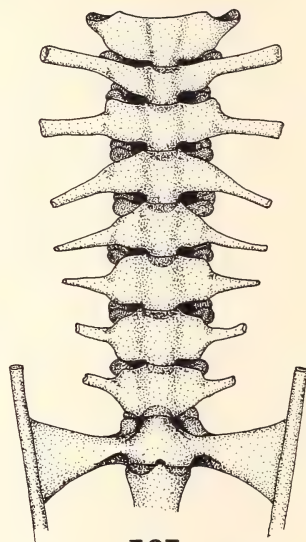
360



362



361



363

Fig. 360 à 363: *Microhyla palmata* Guibé. Face supérieure et inférieure du crâne, squamosal, vue dorsale de la colonne vertébrale.

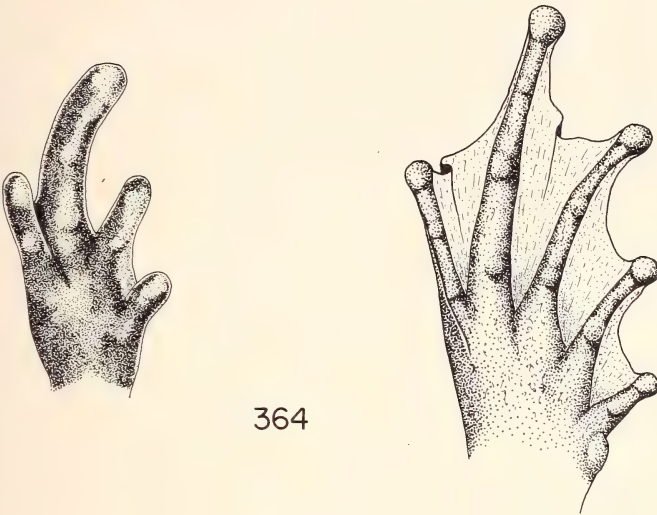


Fig. 364: *Microhyla palmata* Guibé. Main et pied.

16

DAS AKTIONSSYSTEM
VON WINTER-
UND SOMMERGOLDHÄHNCHEN
(*REGULUS REGULUS*, *R. IGNICAPILLUS*)
UND DEREN
ETHOLOGISCHE DIFFERENZIERUNG *)

von
ELLEN THALER

DR. HANS LÖHRL IN DANKBARKEIT GEWIDMET

BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN, Nr. 12
1979

Herausgeber:
ZOOLOGISCHES FORSCHUNGSMUSEUM
UND MUSEUM ALEXANDER KOENIG
BONN

*) Dissertation an der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Leopold-Franzens-Universität Innsbruck

BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN

Die Serie wird vom Zoologischen Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig herausgegeben und bringt Originalarbeiten, die für eine Unterbringung in den „Bonner Zoologischen Beiträgen“ zu lang sind und eine Veröffentlichung als Monographie rechtfertigen.

Anfragen bezüglich der Vorlage von Manuskripten und Bestellungen sind an die Schriftleitung zu richten.

This series of monographs, published by the Zoological Research Institute and Museum Alexander Koenig, has been established for original contributions too long for inclusion in „Bonner Zoologische Beiträge“.

Correspondence concerning manuscripts for publication and purchase orders should be addressed to the editor.

L'Institut de Recherches Zoologiques et Muséum Alexander Koenig a établi cette série de monographies pour pouvoir publier des travaux zoologiques trop longs pour être inclus dans les „Bonner Zoologische Beiträge“.

Toute correspondance concernant des manuscrits pour cette série ou des commandes doivent être adressées à l'éditeur.

BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN, Nr. 12, 1979

Preis 25 DM

Schriftleitung/Editor:

Dr. H. Ulrich

Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig

Adenauerallee 150—164, 5300 Bonn, Germany

Druck: Heinz Lammerich, Bonn

DAS AKTIONSSYSTEM
VON WINTER-
UND SOMMERGOLDHÄHNCHEN
(*REGULUS REGULUS*, *R. IGNICAPILLUS*)
UND DEREN
ETHOLOGISCHE DIFFERENZIERUNG *)

von

ELLEN THALER

DR. HANS LÖHRL IN DANKBARKEIT GEWIDMET

BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN, Nr. 12
1979

Herausgeber:
ZOOLOGISCHES FORSCHUNGSIINSTITUT
UND MUSEUM ALEXANDER KOENIG
BONN

*) Dissertation an der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Leopold-Franzens-Universität Innsbruck

INHALTSVERZEICHNIS

	Seite
I. Einleitung	7
1. Problemstellung	7
2. Dank	8
II. Methodik	9
1. Pflegetechnik	9
2. Beobachtungs- und Darstellungstechnik	10
3. Beobachtungsgebiete	12
4. Versuchstiere	13
III. Einführende Charakterisierung	13
1. Habitus	13
2. Gewichtsentwicklung, Nahrung	16
3. Lebenszyklus	18
3.1. Nestlingszeit	18
3.2. Zugverhalten	18
3.3. Nestbau und Brutbeginn	18
3.4. Brutverlauf und Witterung	19
3.5. Mauser	20
3.6. Wegzug und Sozialverhalten	21
3.7. Feinde und Verluste	21
IV. Verhaltenselemente: Lautäußerungen, Ausdrucksformen, Bewegungen	22
1. Lautäußerungen	22
1.1. Laute (= Rufe)	23
1.2. Reviergesang	28
1.3. Plaudergesang	32

	Seite
2. Normalverhalten	33
2.1. Hüpfen, Klettern, Schwirrfiegen	33
2.2. Flügelzucken	36
2.3. Weiträumige Flüge	36
2.4. Lautäußerungen (Normalverhalten)	36
3. Partner-, rivalenorientiertes Verhalten	37
3.1. Imponieren	38
3.1.1. Pluster-Imponieren	38
3.1.2. Intensives Pluster-Imponieren (SG)	41
3.1.3. Vorwärts-Imponieren	41
3.1.4. Kämpfen	45
3.2. Beschwichtigen	45
3.3. Paarbildung	47
3.3.1. Hetzkopula	47
3.3.2. ♀-Kopulationsaufforderung	50
3.3.3. Kopula	50
3.3.4. Balztanzen	53
3.4. Neststimmen, Zusammenrücken	53
3.5. Balzfüttern	57
3.6. Erregungsflüge	59
4. Feindverhalten	61
4.1. Flugfeind	61
4.2. Nestfeind	63
4.3. Angst-Reaktion	63
V. Revierverhalten	64
1. Territoriale Verhältnisse	64
2. Reviergründung bei WG	66
3. Reviergründung bei SG	68
4. Paarbildung (WG, SG)	69
5. Nistplatzwahl (WG, SG)	69
VI. Fortpflanzung	70
1. Gelege, Legeperiode	70
1.1. Eimaße, Gelege-Größe	70
1.2. Legebeginn, Kopula	73

	Seite
1.3. Legeabstand, Zeitpunkt des Legens, Eiablage	73
1.4. Verhalten	74
1.5. Nahrung	75
1.5.1. Gehäuseschnecken	75
1.5.2. Nahrungsbedarf, Eibildung	77
2. Bebrütung	78
2.1. Methodik	78
2.2. Brutdauer	78
2.3. Brutrhythmus und Brutleistung	78
2.4. Bruttemperatur	81
2.5. Nahrung, Kot	82
2.6. Verhalten	82
2.6.1. WG, SG: ♀	82
2.6.1.1. Zur Sitzzeit	82
2.6.1.2. Beim Nestverlassen	83
2.6.1.3. In den Brutpausen	85
2.6.1.4. Bei der Rückkehr	85
2.6.2. WG-♂	86
2.6.2.1. Während der Sitzzeit	86
2.6.2.2. In den Brutpausen	87
2.6.3. SG-♂	87
2.6.3.1. In den Brutpausen	87
2.6.3.2. Während der ♀-Sitzzeit	88
2.6.4. Fütter-Intention	88
3. Jungenpflege und -entwicklung	89
3.1. Das Schlüpfen	89
3.1.1. Verhalten der Eltern	90
3.1.2. Hudern	91
3.1.3. Nestdominanz	92
3.1.4. Fehlverhalten beim Hudern	92
3.1.5. Das Füttern	94
3.1.5.1. Art des Futters	97
3.1.5.2. Zubereitung	99
3.1.6. Kot, Kotbeseitigung	100
3.2. Nestlingszeit	102

	Seite
3.2.1. Ausfliegetermin und Gewicht	103
3.3. Führungszeit	104
3.4. Zweitbruten bzw. Nachgelege	105
VII. Postembryonale Entwicklung	106
1. Postembryonale Entwicklung beim SG	106
2. Postembryonale Entwicklung beim WG	129
3. Entwicklung von Verhaltensweisen, Körpermerkmalen und Lautäußerungen	130
3.1. Verhaltensweisen und korrelierte Körpermerkmale	130
3.1.1. Nestlingseigene Verhaltensweisen	130
3.1.2. Bleibende Verhaltensweisen	132
3.2. Lautäußerungen	134
3.3. Diskussion	135
VIII. Zusammenfassung	138
IX. Summary	142
X. Literatur	146

I. EINLEITUNG

I.1. Problemstellung

Die Goldhähnchen (Gattung *Regulus*) sind mit 5 Arten in den Nadelwäldern Eurasiens und Nordamerikas südwärts bis Guatemala zahlreich vertreten. Ihr Platz im System ist nicht unumstritten, Hartert (1910—1922) brachte sie nach den Meisen unter, Vaurie (1959) hat sie in die Nähe der Laubsänger (*Phylloscopus*) gestellt, „andere Autoren machten sie zu einer Unterfamilie der Meisen; auch gewisse Ähnlichkeiten mit den amerikanischen Waldsängern (*Parulidae*) sind nicht zu verkennen. Zur Zeit scheint es am zweckmäßigsten zu sein, die Goldhähnchen als besondere Familie in der Nähe der Meisen zu belassen ...“ (Wolters in Nicolai & Wolters 1971); vgl. dazu auch Corti (1927) und Desfayes (1965).

Die Zwillingsarten Wintergoldhähnchen *Regulus r. regulus* und Sommergoldhähnchen *Regulus i. ignicapillus*¹⁾ sind nach Salomonsen (1931, auch Stresemann 1919) junge Arten, die sich erst während der Eiszeiten in eine östliche (*R. regulus*) und eine westliche (*R. ignicapillus*) Form differenziert haben. Über das Vorkommen der insgesamt 12 Unterarten des WG bzw. der 4 (5) Unterarten des SG unterrichten detailliert Vaurie (1959) und Nicolai & Wolters (1971: 175—187).

Beide Arten besiedeln in oft großer Individuendichte die Fichtenwälder des Alpenraums, das häufigere WG von den Tallagen bis zur Waldgrenze, das SG, noch 1936 „... nur selten und immer einzeln ...“ (Walde 1936, auch Dalla Torre & Anzinger 1897), nimmt seit 1966 stark zu (erster Brutnachweis bei Innsbruck 1969, Gstader 1973). Es fehlt derzeit noch in Hochlagen über 1800 m, teilt sich aber in allen Tal- und mittleren Höhenlagen mit dem WG Lebens- und Brutraum, beide Arten kommen also syntopisch vor, die Reviere können sogar deckungsgleich sein (vgl. auch Becker 1976, Fouarge 1974).

¹⁾ im folgenden als WG und SG bezeichnet

Die beiden Zwillingarten sind ethologisch kaum untersucht. So schien die Aufgabe lohnend, in einem vergleichenden Ethogramm gemeinsame und trennende Merkmale aufzuzeigen und die artisolierend wirksamen Verhaltensweisen festzustellen.

Die Wahl der Goldhähnchen als Untersuchungsobjekt schien anfänglich ungünstig. Sie waren im Freiland schwer zu beobachten: winzige, tarnfärbige, unstete Dickichtbewohner, deren Geschlechter optisch fast nie unterscheidbar, deren Neststandorte stets schwer zu entdecken, oft unerreichbar waren (z. B. Palmgren 1932: 103, Peus 1954: 23, Fouarge 1974). In Volieren waren sie kaum zu halten: „... am schwersten einzugewöhnender, hinfälligster Insektenfresser“ (Nicolai & Wolters 1971, ferner Binder 1961, Fiedler 1962, Rom 1963). Dennoch erwies sich im Verlauf der Arbeit die Wahl als günstig: Nachdem ich mit der Technik der Käfighaltung besser vertraut war, boten WG und SG, weitgehend „vorprogrammierte“, hoch spezialisierte, daher kaum anpassungsfähige und auch bei Einzelaufzucht und -haltung nicht umstellbare Vögel, ideale Beobachtungsmöglichkeiten. Auch im Freiland gelangen später Beobachtungen aus nächster Nähe mit solcher Leichtigkeit, wie dies bei keiner anderen Vogelart desselben Lebensraumes möglich sein dürfte.

In dem langen Zeitraum (1967—1974) ist es mir möglich gewesen, Freiland- und Volierenbeobachtungen so aufeinander abzustimmen, daß ich Beobachtungslücken im Freiland durch Volierenbeobachtungen schließen konnte, andererseits aber auch Fehlverhalten in Volieren durch gezielte Freilandbeobachtung richtig interpretieren und korrigieren lernte.

I.2. Dank

Zu ganz besonderem Dank verpflichtet bin ich Herrn Dr. Löhl, Leiter des M.P.I. Möggingen, der diese Arbeit von Beginn an mit anregendem Interesse gefördert und stets unterstützt hat, ich danke ihm auch für die Durchsicht des Manuskripts. Herrn Prof. Dr. H. Janetschek danke ich sehr herzlich für sein Einverständnis mit dieser Thematik wie auch für die während meines Dienstes als Technische Assistentin freizügig gewährte Beobachtungszeit. Herrn Doz. Dr. G. Thielcke, M.P.I. Möggingen, verdanke ich Hilfeleistung bei der sonographischen Auswertung der Tonbänder, er hat mir durch viele Hinweise deren Verständnis erleichtert. Frau Dr. Deckert, Kallinchen, sowie den Herren Prof. Dr. P. Palmgren, Helsinki, Prof. Dr. E. Kullmann, Köln, Prof. Dr. R. A. Stamm, Lüneburg, Dr. J. Steinbacher, Frankfurt/M., und Herrn Prof. Dr. H. M. Steiner, Wien, verdanke ich wertvolle Diskussionen und Unterstützung.

Meiner Mutter sei für ständige Hilfsbereitschaft und für die sorgsame Betreuung der gekäfigten Vögel und Futtertierzuchten während meiner Abwesenheiten gedankt. Meinem Mann möchte ich für vielfache Hilfe beim Auswerten der umfangreichen Protokolle und bei der übersichtlichen Darstellung der Thematik, wie auch für Determinationen von Beutetieren, nicht zuletzt auch für seine langjährige Geduld danken.

Ferner danke ich Herrn Mag. A. Aichhorn und besonders Herrn Mag. W. Gstader für unermüdliche Unterstützung im Gelände, Herrn Dr. F. Niederwolfgruber für Genehmigungen, Herrn Prof. Dr. W. Heissel für Arbeits- und Unterkunftsmöglichkeiten in Obergurgl/Ötztal. Auch gebührt mein Dank Herrn J. Pircher, der mit dem Bau von Volieren und verschiedensten Zuchtbehältern mir stets hilfreich zur Seite stand. Dem Fonds zur Förderung für Wissenschaft und Forschung danke ich für ein leihweise zur Verfügung gestelltes Tonbandgerät NAGRA III samt dynamischem Mikrofon (Forschungsrat-Projekt-Nr. 332).

II. METHODIK

II.1. Pflegetechnik

WG und SG gelten allgemein als schwer haltbare „Problemvögel“; Nicolai & Wolters (1971: 185) bezeichnen das SG als „noch weicher“. Die Eingewöhnung von SG-Wildfängen ist mir erstmals geglückt. Bei artgemäßer Unterbringung und Fütterung (Thaler-Kottek 1973) konnte ich beide Arten stets verlustlos eingewöhnen. Auf lange Sicht erwiesen sich SG sogar als robuster als WG, die schon auf geringste Fütterungsfehler mit Verhaltensstörungen reagierten. Mit fortschreitender Verbesserung der Pflegetechnik durch erweiterte Futtertierzuchten (Grillen: *Achaeta domestica*, *Gryllus bimaculatus*; Stabheuschrecken: *Carausius morosus*; Wachsmotten: *Achroia grisella*, *Galleria melonella*; Fliegen: *Drosophila melanogaster*, vestigial) sowie durch häufige Klopfbeute-Gaben²⁾ gelang es mehrmals, beide Arten zur Brut zu bringen. WG und SG hatten bisher noch nie erfolgreich in Volieren gebrütet (WG in einem Freigatter: Soffel 1915, nach Nicolai & Wolters 1971). Alle Goldhähnchen

²⁾ „Klopfbeuten“ sammelte ich einmal wöchentlich mit einem Trichter-Klopfschirm (Durchmesser 150 cm), indem ich Fichtenäste über dem Trichter mit kräftigen Stockschlägen bearbeitete. Der Inhalt wurde in Plastiksäcke abgefüllt und kühl aufbewahrt. Die Goldhähnchen erhielten täglich mindestens 200 g dieses Gemischs aus Rindenteilchen, Fichtennadeln und abgeschlagenen kleinen Ästchen, durchsetzt mit lebenden Arthropoden verschiedenster Gruppen (Thaler 1973: 179).

wurden in „natürlich“ eingerichteten Volieren gehalten. Der Boden war mit Walderde und Moos ausgelegt, die Fichtenzweige wurden alle 1—3 Monate erneuert. Badestellen standen als Bodenwannen und zweimal täglich eingesetzte „Tropfautomaten“, die das Wasser tropfenweise auf darunterliegendes Gezweig abgaben, zur Verfügung. Zusätzlich wurde das Astwerk einmal täglich abgesprüht. Die Futterstellen mit verschiedenen Futterarten waren möglichst weit getrennt. Frischfänge habe ich nur einzeln einge-wöhnt, auch dies war nach bisherigen Angaben „unmöglich“ (Zusammenfassung bei Nicolai & Wolters 1971). Es erwies sich aber als günstigstes, weil kontrollierbares Verfahren: Gesundheitszustand und Futteraufnahme konnten so ständig überwacht, geschwächte Vögel bewärmt und durch „Langtag“ zu ausreichender Nahrungsaufnahme gebracht werden.

Nestlinge wurden mit kleinen, weichhäutigen Insekten aufgezogen, Ameisenpuppen eher spärlich gereicht. Die Fütter-Intervalle dürfen 20 min nicht überschreiten, währten durchschnittlich 7—10 min (bei einer Tageslänge von 12—13 Stunden). Die meist großen Verluste bei Kunstaufzuchten (vgl. dazu auch Heinroth & Heinroth 1926) dürften, von unverträglichem Futter abgesehen, durch zu große Fütter-Abstände erklärbar sein. Alle Jungvögel, die älter als 6 Tage waren, habe ich so ohne Verluste aufgezogen, Ausfälle nur bei Frischgeschlüpften bis 4-tägigen erlitten.

Krankheiten sind nie aufgetreten. Anfängliche Mauserschwierigkeiten der WG waren durch Fütterungsfehler bedingt. Späterhin mauserten auch mehr als 5-jährige Vögel in natürlichem Rhythmus und Zeitraum.

Ein Höchstalter kann ich nicht angeben. Kein Goldhähnchen starb eines natürlichen Todes, es gab Todesfälle bei aggressiven Auseinandersetzungen oder durch Verunglücken. Ein WG ♂ hielt ich 6 Jahre, 9 Monate bei bester Gesundheit und einwandfreiem Gefiederzustand, das bisher älteste SG ist 7 Jahre und 4 Monate alt, ebenfalls gesund und fortpflanzungsfähig.

II.2. Beobachtungs- und Darstellungstechnik

Von 1967 bis 1972 habe ich ca. 3500 Stunden im Freiland beobachtet, die sich auf alle Monate verteilten. Mindestens zweimal pro Woche unternahm ich eine 2—4-stündige Exkursion, bei Bedarf (z. B. am Nest) habe ich auch täglich und ganztägig beobachtet. Nach 1972 wurden Freilandbeobachtungen nur mehr gezielt unternommen: ca. 1000 Stunden.

Schwärme, Paare und Jungvögel sowie Brut- und Überwinterungsreviere versuchte ich durch andauerndes Verfolgen von Einzelindividuen bzw. Schwärmen zu erfassen. Gemeinsam mit W. Gstader ließen sich beson-

ders Schwarmbewegungen gut klären. Bei Revierabgrenzungen habe ich vermieden, die ♂ mit Tonband-Attrappen anzulocken (vgl. dagegen Becker 1976, auch Fouarge 1974), und diese Methode nur zum Fangen der Revierinhaber eingesetzt. Bessere Fangergebnisse konnten mit gut eingewöhnten, brutgestimmten WG- bzw. SG ♂ in kleinen Lock-Käfigen erzielt werden, die attackierenden Revier-♂ ließen sich dann fast mit den Händen greifen.

Die Goldhähnchen wurden mit Japannetzen (1 cm Maschenweite), im Winter auch mit klebender Rutenspitze (Thaler 1973) gefangen. Zur Markierung verwendete ich mit bestem Erfolg Buntringe und zusätzliches Einfärben der Schwanz-Unterseite. Um bei nur einem Ring eine möglichst große Variationsmöglichkeit zu haben, lackierte ich BF-Aluminiumringe der Vogelwarte Radolfzell in 9 grellen Leuchtfarben. Im Freiland behielten die Ringe ihre Farbkraft mindestens 8 Monate (= längste durchgehende Beobachtungsperiode), bei einer Kontrollberingung eines Freivolieren-WG fast 3 Jahre. Als sich in Volieren herausstellte, daß derart gekennzeichnete WG♀ Eier und frischgeschlüpfte Junge verletzten (vgl. VII. 1., 3. Tag), habe ich ab 1971 nur mehr adulte ♂ beringt. ♀ und unausgefärbte Jungvögel wurden fortan nur durch Bemalen der Schwanz-Unterseite kurzfristig (bis zur Jahresvollmauser) gekennzeichnet. Ich wagte nicht, den Goldhähnchen mehr als einen Ring anzulegen, da schon dieser spätestens zur Zugzeit eine Gewichtsbehinderung darstellt.

Das Verhalten der Volierenvögel wurde durch direktes Beobachten, Protokollieren und Skizzieren festgehalten. In meinem Arbeitsraum befand sich je eine WG- und SG-Voliere, drei weitere waren auf zwei Stockwerke des Instituts verteilt; die Vögel konnten bei offenem Fenster miteinander Rufkontakt aufnehmen. Die Verhaltensweisen der in meinem Raum untergebrachten Goldhähnchen wurden täglich protokolliert, überdies zu bestimmten Perioden (z. B. Nestbau, Brut, Jungenfüttern) Bewegungsprotokolle von 10—60 min Dauer angelegt. Ebenso hielt ich wichtige Begebenheiten in den anderen Räumen fest, kontrollierte diese außerdem zu immer gleichen Tagesstunden. Zusätzlich wurden Bewegungsweisen und Haltungen fotografiert (Exakta, Nikkormat), die meist unbefriedigenden Ergebnisse (Unschärfe, Zweigverdeckung) dann graphisch vervollständigt. Nur Abb. 15 entstand ausschließlich nach Protokoll-Skizzen.

Die Tonbandaufnahmen stellte ich mit einem NAGRA III-Gerät der Firma Kudelsky und dynamischem Mikrophon Type DP 4/ X bei einer Bandgeschwindigkeit von 19,0 cm/sec her. Einige Laute bzw. Lautelemente der WG, die in Tonhöhen über 8 kHz lagen, habe ich mit halber Bandgeschwindigkeit (9,5 cm/sec) dargestellt, doch lassen sie sich aufgrund der zeitlichen Verzerrung normalfrequenten Lauten nicht vergleichend gegenüber-

stellen. Die Wände des Aufnahme-raumes wurden zur Vermeidung von Echobildung mit Schaumstoff verkleidet. Die Sonogramme wurden mit einem KAY-Electric-Sonographen des Max-Planck-Instituts in Möggingen hergestellt, die entsprechenden Abschnitte auf Klarsichtfolie übertragen. Das Primärmaterial (Protokolle, Tonbänder und Spektrogramme, Fotos) ist im Institut für Zoologie der Universität Innsbruck archiviert.

II.3. Beobachtungsgebiete (vgl. dazu auch Thaler 1973)

Die Freilandarbeiten erfolgten ausschließlich im österreichischen Bundesland Tirol. Die meisten Beobachtungsgebiete liegen in der unmittelbaren Umgebung Innsbrucks, in den Nadelmischwäldern auf den Plateaus oder an den Abhängen der südlichen und nördlichen Mittelgebirgsterrasse.

Südseitige Inntal-Terrasse:

1. Rosengarten, Fichten-Mischwald zwischen Igls und Patsch; 900—1045 m. Beobachtete Waldfläche: 7 ha.
2. östlich angrenzende Fichten-Waldfläche, vom Rosengarten durch die Ellbögners Straße getrennt; 950—980 m, 11 ha.
3. Lanser See / Lanser Moor, Fichtenmischwald; 840—1040 m, 10 ha.
4. Mutters / Natters, 5 Fichten-Föhren-Mischwaldflächen im Bereich der beiden Ortschaften; 900—1000 m. Insgesamt ca. 25 ha.
5. Hußlhof / Andreas-Hofer-Weg, Fichtenmischwald; 760 m, 2 ha.
6. Vill, Grillhof, Fichten-Föhren-Mischwald; 750—960 m, 14 ha.

Nordseitige Inntal-Terrassenhänge:

7. Buzzihütte, Fichten-Föhren-Laubmischwälder; 680 m, 10 ha.
8. Sadrach, Buchen-Föhren-Mischwald; 680—740 m, 4 ha.

Obergurgl, Ötztal:

9. Brenner-Zirbenwald, reiner Zirbelkieferbestand; 1950—2180 m, 20 ha.

In allen Beobachtungsgebieten konnten zu jeder Jahreszeit WG beobachtet werden, ebenso gelangen Nestfunde. SG konnten zur Zug- und Brutzeit in den Gebieten 1, 3—7 und 9 festgestellt werden, Nestfunde gelangen in 1, 4 und 6.

II.4. Versuchstiere

a) Volieren. Insgesamt habe ich 63 WG, 18 SG gekäfigt. Davon behielt ich 39 WG (28 ♂, 11 ♀) und 17 SG (8 ♂, 9 ♀) wenigstens 3 Monate, 14 WG und 7 SG länger als 1 Jahr. Der Großteil der Vögel stammt aus der unmittelbaren Umgebung Innsbrucks, 10 WG und 1 SG aus Obergurgl, 3 SG aus Radolfzell; 8 WG und 7 SG stammten aus eigenen Volierenzuchten. Von Hand aufgezogen habe ich ab dem 6.—15. Lebenstag 12 WG (4 Bruten) und 9 SG (1 Brut).

b) Freiland. Beringt bzw. farbmarkiert wurden in den Zug- und Wintermonaten September — Februar 74 WG (62 ♂, 12 ♀) und 4 SG (3 ♂, 1 ♀); (vgl. dazu auch Thaler 1973), in den Frühjahrs-Sommermonaten März — August insgesamt nur 14 WG und 6 SG, sämtlich revierbesitzende Vögel. Diese WG und SG konnten über jeweils eine Brutperiode hinweg beobachtet werden:

Im Beobachtungsgebiet	1: 2 WG ♂
	3: 1 WG ♂
	4: 3 WG ♂, 4 SG ♂, 1 SG ♀
	6: 5 WG ♂, 1 WG ♀, 1 SG ♂
	9: 1 WG ♂, 1 WG ♀

Ferner ließ ich von den länger gekäfigten bzw. aufgezogenen Goldhähnchen 9 WG und 5 SG ebenfalls individuell gekennzeichnet in verschiedenen Beobachtungsgebieten frei.

Auch wurden für Vergleichsbeobachtungen je eine Blau- und Tannenmeise (*Parus caeruleus*, *P. ater*), Klappergrasmücke (*Sylvia curruca*), Fitis (*Phylloscopus trochilus*), Zilpzalp (*Phylloscopus collybita*) und 2 Zaunkönige (*Troglodytes troglodytes*) aufgezogen, Meisen und Zaunkönige dann 1—4 Jahre gepflegt.

III. EINFÜHRENDE CHARAKTERISIERUNG

III.1. Habitus

WG und SG sind zusammen mit dem Goldhähnchen-Laubsänger *Phylloscopus proregulus* die kleinsten und leichtesten Singvögel (Oscines) der Welt. Sie unterscheiden sich in ihrem Habitus geringfügig. SG haben einen hellen Überaugenstreif und einen dunklen Augenstrich, der die Augen „verbirgt“; WG wirken dagegen auch auf Entfernung großäugig („Ochsenäuglein“ im alten Schrifttum), da die hellen Augenrandfederchen mit dem dunklen Auge wirksam kontrastieren. SG sind insgesamt inten-

siver gefärbt. Ausführliche Schilderungen der Gefiedermerkmale finden sich z. B. bei Niethammer (1937), Witherby et al. (1938), Peterson et al. (1961).



Foto 1: Wintergoldhähnchen-♀, adult (Innsbruck)

Folgende Ergänzungen sind an dieser Stelle angebracht: ♂ und ♀ beider Arten lassen sich im Freiland außer bei starken aggressiven Auseinandersetzungen nicht unterscheiden. Auch mehrjährige ♂ mit kräftig orangefarbener Scheitelmittle tragen die Scheitelfedern beim „Normalverhalten“ (IV.2.) neutral, d. h. die reingelben Scheitelrandfederchen verdecken das orangefarbene Zentrum völlig. Selbst bei einem gefangenen Vogel muß man erst die Scheitelfedern „gegen den Strich“ legen, um die Färbung der Scheitelmittle feststellen zu können.



Foto 2: Sommergoldhähnchen-♂, adult (Volierenzucht)



Foto 3: Sommergoldhähnchen-♂, beachte die abstehenden Tastfedern

Das „Zusammenfließen“ der schwarzen Scheitelbegrenzungsstreifen an der Stirn charakterisiert die SG nicht unbedingt. Alte WG ♂ (seltener ♀) zeigten in Volieren bei gleichzeitigem Breiterwerden der Begrenzungsstreifen eine zunehmende Stirnverdunkelung. Die Inselform *Regulus ignicapillus teneriffae*, die viele Kennzeichen der WG aufweist, wurde (irrigerweise? z. B. Becker 1976, auch Nicolai & Wolters 1971) u. a. wegen der schwarzen Stirn der Art *R. ignicapillus* zugeordnet.

Um einjährige Jungvögel von mehrjährigen unterscheiden zu können, war es bisher unerlässlich, die Vögel zu fangen (vgl. dazu die aufwendigen Altersbestimmungen Hogstads 1971, Svensson 1975, auch Meise 1966). Doch lassen sie sich bei guten Lichtverhältnissen im Freiland leicht auseinanderhalten. Bei Jungvögeln vor der ersten Jahresvollmauser sind die Außenkanten aller Großgefiederfedern (auch große und kleine Flügeldecken) fransig-locker und breit gelbgrün gesäumt. Danach sind diese Säume knapp und blaß gefärbt. So wirken Jungvögel schon auf Distanz viel „färbiger“, Alte dagegen düsterer. Die Federkanten werden auf dem Zug nicht abgenützt, es lassen sich also auch noch Brutpaare gut als „Vorjährige“ erkennen. Abgesehen von der mit zunehmendem Alter intensiveren/ausgedehnteren Orangefärbung der Scheitelfedern bei WG und SG zeigen SG-Junge einen leicht grau getönten Überaugenstreif, der nach der ersten Jahres-Vollmauser weiß bereift leuchtet. Eine bisher unbekannte morphologische Besonderheit der SG stellen 4 schwarze, verlängerte „Tastfedern“ dar, die zu je einem Paar auf beiden Seiten des Hinterkopfes, in der Verlängerung der Scheitelbegrenzungsstreifen, stehen. Sie überragen das Kopfgefieder um 4—5 mm, siehe Foto 3. WG haben keine derartigen Federbildungen, doch ist bei ihnen das gesamte Hinterhaupt-Nackengefieder um 4—5 mm länger als beim SG. WG wirken deshalb „rundlicher“ als SG (vgl. Foto 1, 2). Jungvögel beider Arten weisen im ersten Jugendgefieder solche grau gefärbte Tastfedern auf.

III.2. Gewichtsentwicklung, Nahrung

Das Körpergewicht beider Arten unterliegt starken altersbedingten bzw. jahreszeitlichen Schwankungen, vgl. dazu die Zuggewichte Carlssons (1972) und Haensels (1975), zwischen max. 9,2g (n= 1, Freiland, schwerster WG-Nestling, 17-tägig) und 4,2 g (stark ausgehungerner Winter-Fängling). Am Brutort wiegen WG und SG im Mittel 5,12 g (n = 49). Vor der Zugzeit steigt das Gewicht stark an, WG können dann bis 7,3 g, SG bis 7,0 g erreichen. Während der ganzen Zugzeit schwankt das Gewicht fast täglich. Unter einer gewissen Mindestgrenze (ca. 5,6 g) wird der Zug eingestellt, bis das Gewicht wieder gestiegen ist; derart läßt sich vielleicht man-

ches „ungewöhnliche“ Überwintern in art-untypischen Gebieten erklären: ein Absinken des Körpergewichtes stoppt den Zugtrieb, unwirtliche Witterung und Tageskürze verhindern eine entsprechende Nahrungsaufnahme. Bei uns überwinternde WG wiegen tagsüber ca. 6,2 g, Abendgewichte liegen zu jeder Jahreszeit durchwegs 1 g höher. Legende ♀ erreichen fast Höchstgewichte: bis 8,6 g.

Die ungünstige Korrelation zwischen Körpervolumen und Oberfläche mag erklären, daß Goldhähnchen ständig fressen. Sie nehmen im Tag durchschnittlich ihr eigenes Körpergewicht auf, Ziehende oder kali Überwinternde das 2—3-fache, ebenso legende ♀. Auch Jungvögel verbrauchen ab ihrem 12. bis zum 20. Lebenstag mehr als ihr Körpergewicht (vgl. dazu Abb. 36, 37). Die Darmpassage erfolgt rasch, 24—31 min vom Verschlucken der Nahrung bis zum Absetzen der Faeces (ermittelt an *Drosophila* und Heuschreckenlarven). Größere Ballaststoffe werden außerdem jeden 2.—3. Tag als Speiballen abgegeben (z. B. sklerotisierte Insektenreste, auch Teilchen von Vegetabilien); beide Arten ernähren sich von schwach sklerotisierten Arthropoden. Die Mageninhalts-Untersuchungen Laurens (1976) an ziehenden WG auf einer kleinen dänischen Insel ergaben einen abnorm hohen Anteil an Käfern: diese dürften wohl eine „Notdiät“ darstellen; auch ist zu bedenken, daß die (determinierbaren) Käfer-Elytren mit anderen Hartteilen mindestens 2 Tage im Magen verbleiben, bis sie als Speiballen abgegeben werden. Zu bestimmten Jahreszeiten in winzigen Mengen aufgenommene Pflanzenteilchen (z. B. Fichtentriebe, -pollen) sind vernachlässigbar. Sämereien werden nie verzehrt. Goldhähnchen sind „Schlinger“, die Beute wird nur kurz „totgeschlagen“ (Löhr 1975) und ganz verschluckt. Sie suchen die Beutetiere aktiv, betreiben keine Ansitzjagd, „lauern“ nicht auf Vorbeifliegendes (wie z. B. Schnäpperartige). Verborgene Beute wird nicht freigelegt (wie dies z. B. alle Meisenartigen tun), es werden nie Knospen, Triebe, Rindenschuppen und Gallen aufgepickt. Meine Angabe (Thaler 1973: 172), Goldhähnchen würden die Gallen der Lärchengallmücke *Dasyneura laricis* öffnen, beruht auf Fehlbeobachtung. WG und SG beachten die Mückenlarven erst, wenn die Gallen aufbrechen.

WG und SG wählen zwar gleichartige, aber verschieden große Beutetiere. Diese Differenzierung der bevorzugten Nahrungsgrößen könnte das Nebeneinander-Vorkommen der Zwillingsarten auch in kleinräumigen Habitaten erklären/ermöglichen: WG bevorzugen winzige (bis ca. 40 mg), SG möglichst große Kerbtiere (gern bis 200 mg) (Thaler in Vorbereitung).

Beide Arten verhungern rasch: im Sommer treten bereits nach 30—35 min Hungerschäden auf, nach einer Stunde ist der Vogel tot oder irreversibel

geschädigt. Überwinterer, manchmal auch Zugvögel, überleben knapp eine, kaum 2 Stunden Hungers schadlos.

III.3. Lebenszyklus

III.3.1. Nestlingszeit

Vom Schlüpfen bis zum Flüggewerden vergehen bei WG und SG 22,8 Tage ($n = 18$, max. in Freiland und Volieren bei WG 24, bei SG 25 Tage). Gestörte Bruten können das Nest frühestens am 19. Tag verlassen. Flügge Junge werden bis zu ihrem 34. Lebenstag gefüttert und etwa bis zum 50. geführt (62., $n = 1$).

III.3.2. Zugverhalten

Die Zugunruhe beginnt bei Jungen früher Bruten früh, schon Mitte bis Ende August, während erst im August flügge entsprechend später, Ende September bis Oktober, oft mit noch nicht völlig erneuerten Gesichtsfedern, abziehen.

In Volieren waren WG und SG ausschließlich nachts zugunruhig, SG zogen intensiver und meist nur 22—28 Tage, WG unterbrachen öfter (z. B. in mond hellen Nächten), zeigten aber insgesamt mindestens 34 Tage Zugunruhe. Die Refraktärphase währt in Volieren knapp 60 Tage. Auch in der Umgebung Innsbrucks überwinternde WG blieben ca. 50 Tage im Gebiet, vgl. Thaler (1973). In diesem Zeitraum beginnen Jungvögel erstmals bruchstückweise Reviergesang zu „üben“.

Der Heimzug setzt bei WG meist Anfang Februar, bei SG Ende Februar bis Anfang März ein. Er verläuft bei beiden Arten stürmischer und ist etwas kürzer: bei WG im Mittel 29, bei SG 20 Tage, er kann sich bei Schlechtwetterperioden um 5—7 Tage verlängern. Auch im Innsbrucker Raum treffen WG-Brutvögel einen Monat vor den SG ein; dadurch kommt es meist (Ausnahmen sind Jahre mit andauernden Schneefällen im März bis Mai, z. B. 1974, 1975) zu einer zeitlich versetzten Reviergesangs-Aktivität beider Arten: WG verstummen, wenn SG gerade eingetroffen sind (gleiche Beobachtungen bei Pontius 1960, Fouarge 1974).

III.3.3. Nestbau und Brutbeginn

Unmittelbar nach der Ankunft beginnt der Nestbau: bei WG arbeiten beide Partner zumindest am Erstnest, bei SG baut nur das ♀. Der Nestbau

währt ca. 16—22 Tage (Thaler 1976). Noch während des Auspolsterns beginnt die Eiablage. Die ♀ brüten ab dem dritt- bis vorletzten Ei, können aber schon ab dem ersten Ei im Nest übernachten. Dementsprechend schlüpfen die Jungen „zerdehnt“, zwischen dem 15. und 17. Tag.

Bei WG und SG ist eine Zweitbrut die Regel und wird, wenn die Erstbrut überlebt, in diese eingeschaltet. Doch sind vermutlich besonders frühe Bruten besonders gefährdet (wenige Beobachtungen April—Mai: 4 Nestfunde im frühen Jungenstadium, alle 4 geplündert), späte Bruten besonders begünstigt (8 Bruten Juli—August: nur 2 Ausfälle). Witterungsverhältnisse beeinflussen das Aufkommen der Bruten offenbar nicht, die Nahrungsbeschaffung leidet nicht unter Schlechtwetter (Collembolen!), die gut isolierenden Nester halten Nässe und Kälte ab.

III.3.4. Brutverlauf und Witterung

Die Wetterhärte sei kurz am Beispiel des Obergurgler WG-Paares aufgezeigt. Dieses eignet sich zur Darstellung des gesamten Brutzyklus besonders gut: der Baumbestand im Obergurgler Zirbenwald ist locker, das Gelände übersichtlich. Beobachtungsfehler waren leichter vermeidbar, da beide Partner markiert und die einzigen Goldhähnchen im Gebiet waren.

- 1969,
- 9. V.: WG ♂ singt das „Vorrevier“ ab. Kein ♀ im Revier
 - 12. V.: ♂♀ verpaart; das Revier ist eingeengt. Nestbau?
 - 19. V.: Nestbau: ♂♀ tragen Flechten. Kein Nestfund
 - 3. VI.: ♀ brütet vermutlich, ♂ singt sparsam Reviergesang (1 Strophe/7—8 min)
 - 12.—15. VI.: Nestfund. Junge 6—7-tägig. ♀ trägt zwischen den Fütterungen mehrmals Flechten zu einer neuen Baustelle (noch nicht als solche kenntlich)
 - 29. VI.: Beim Versuch, das Erstnest zu erreichen, flüchten alle Jungen. Es gelingt nur mehr, 1 noch nicht voll befiedertes ♀ zu fangen. Beide Elternvögel mausern stark: ♀ hat noch 4 Steuerfedern
 - 11. VII.: Junge der Erstbrut sind im Revier, werden vom ♂ gefüttert. ♀ brütet (ihr Schwanz ist etwa halblang)
 - 26. VII.: Junge sind geschlüpft: 5 frische Schalenhälften 10 m vom Nestbaum entfernt
 - 2. VIII.: Junge der Zweitbrut werden von ♂♀ gefüttert. Erstbrut mausert stark
 - 16.—17. VIII.: Die Zweitbrut wird flügge
 - 23.—24. VIII.: Zweitbrut wird gefüttert, sie hat sich kaum 10 m vom Nest entfernt; Eltern sind fast vermausert
 - 31. VIII.: ♀ füttert die Zweitbrut in großen Abständen. ♂?
 - 7.—8. IX.: Zweitbrut beginnt mit der Jugendmauser. ♂♀ vermutlich abgezogen. Erstbrut?

Klimadaten Obergurgl. 1969, V—IX

	V	VI	VII	VIII	IX
Tagesmittel der Lufttemperatur	7,0	6,7	11,2	8,2	8,7
Mittl. Maximum der Lufttemperatur	11,7	11,0	16,3	12,9	13,9
Mittl. Minimum der Lufttemperatur	2,3	2,8	6,5	4,7	4,9
Frosttage, min. < 0° C	5	4	2	1**)	—
Niederschlagsmenge/Monat, mm	60,8	108,0	73,5	92,7	32,7
Minimum — 6° C					

**) der Frosttag im August fiel auf das Flüggewerden der Zweitbrut!

Die Jungen werden mit verschiedensten, stets weichhäutigen Insekten/Spinnen gefüttert. Kleine Nestlinge erhalten bevorzugt Collembolen, Ältere auch größere Beute, als sie die Altvögel selbst „gern“ verzehren; besonders fällt dies beim WG auf.

III.3.5. Mauser

Die Jahresvollmauser fällt bei beiden Arten mit der Zweit- bzw. Spätbrut zusammen. Sie ist meist gleichzeitig mit dem Selbständigwerden der Jungen, oder wenig später, beendet. Das gesamte Großgefieder wird im Durchschnitt bei WG in 52 Tagen ($n = 27$) erneuert, bei SG in 53 Tagen ($n = 9$), die Steuerfedern benötigen insgesamt nur 26 Tage (WG und SG). Die Körpergefiedermauser verläuft etwas langsamer: bei WG in 90 (min. 86, max. 104), bei SG in 89 (min. 84, max. 111) Tagen. In einer so kurzen Zeitspanne muß die Mauser „stürmisch“ (im Sinne Stresemanns 1966) verlaufen. WG und SG sind etwa 9—11 Tage unfähig, freie Strecken zu überfliegen, sie tragen solange einen „Notflügel“ (vgl. beim Sprosser *Luscinia luscinia*, Berger 1967), bestehend aus den Armschwingen (3) 4—6, während die Handschwingen ganz fehlen oder noch die 7.—10. Schwungfeder steht. Dennoch sind Goldhähnchen dadurch anscheinend nicht behindert, Bruten werden verlustlos hochgebracht.

Die Jugendmauser setzt bei WG (zusammen mit dem Jugendgesang) am 41.—42., bei SG am 37.—39. Lebenstag ein und währt bei beiden Arten circa 50 Tage. Von dieser ersten Mauser ist nur das Kleingefieder betroffen, neben dem Großgefieder bleiben auch die beiden gefiederten Nasenborsten erhalten; sie werden zusammen mit dem übrigen Großgefieder erst im nächsten Jahr erneuert (die übrigen Schnabelrandborsten werden zugleich mit dem Kleingefieder gewechselt).

III.3.6. Wegzug und Sozialverhalten

13 (8) Tage nach Beendigung der Mauser setzt bei WG (SG) der Wegzug ein (min. 5, SG, max. 21, WG). Mit dem Mauserende beginnt bei WG (weniger ausgeprägt bei SG) eine kurze Zeitspanne der Geselligkeit. Soziale Verhaltensweisen (z. B. zunehmend häufigerer Stimmföhllaut, Nahrungssuche im Verband, Schlaf auf Gefiederkontakt) treten am ausgeprägtsten in der Wegzugperiode und während der Überwinterung auf, sind hier wohl mit der Notwendigkeit des Kontaktschlafes in kalten Nächten eng verbunden. Weitergehende Sozialkontakte (wie z. B. soziale Gefiederpflege, ritualisierte Kraul-Aufforderung) kommen weder bei WG noch bei SG, auch nicht unter Ehegatten oder Geschwistern, vor. Spätestens beim Eintreffen im Brutrevier, vermutlich aber schon gegen Heimzug-Ende, löst sich jeder Kontakt auf.

III.3.7. Feinde und Verluste

Freßfeinde setzen den Goldhähnchen kaum ernsthaft zu, vgl. die Beutetierlisten der Greifvögel und Eulen bei Uttendörfer (1952). Nur der Sperlingskauz *Glaucidium passerinum* wird in seinem Revier überwinternde WG stärker zehnten, bei Wahlmöglichkeit aber ebenfalls größere, ergiebigere Beute bevorzugen (vgl. dazu Scherzinger 1970). Nestfeinde haben vermutlich einen größeren regulierenden Einfluß auf die Bestandesdichte: neben den „notorischen“ Nesträubern (Häher, Elster, Eichhörnchen) ist in meinen Beobachtungsgebieten sicher der Tiroler Baumschläfer *Dryomys nitedula intermedius* von Bedeutung. Er ist stellenweise ausgesprochen häufig (z. B. in der Beobachtungsfläche 4: 3 bezogene Baumkobel in 4 ha). 7 geplünderte, doch völlig intakte Nester und ein weiteres ebensolches, in dem noch säuberlich ausgefressene Schalenhälften klebten, lassen nur diesen kleinen, gewandt kletternden Bilch in Betracht kommen. Vermutlich stellen aber auch die Nestfeinde nicht einen endgültig limitierenden Faktor dar. Die hohe Vermehrungsrate (2 Jahresbruten, im Mittel 8,1 Eier/Gelege) muß den hohen Ausfällen entgegenwirken, die die Goldhähnchen auf dem Zug erleiden; besonders Schlechtwetterlagen mit Windverdriftung werden Ziehenden verhängnisvoll. Das belegt eindrucksvoll eine Schilderung Molls (briefl., 1973), der WG-Schwärme auf der Insel Neuverk vom 12.—14. Oktober beobachtete: ... „wir hatten die Gelegenheit, völlig erschöpfte W-Goldhähnchen zu beobachten ... und sie dann vor unseren Füßen auf dem Deich landen zu sehen. Die winzigen Vögel verharrten auf der Stelle, ließen die Flügel herabhängen ... Ein Merlin ♀ hatte leichte Beute.“

IV. VERHALTENSELEMENTE:

LAUTAUSSERUNGEN, AUSDRUCKSFORMEN, BEWEGUNGEN

IV. 1. Lautäußerungen

WG und SG unterscheiden sich in ihren Lautäußerungen. Diese bilden zusammen mit motorischen Verhaltensunterschieden wirksame Isolationsmechanismen, die beiden Arten eine Koexistenz auch auf engem Raum ermöglichen (z. B. Fouarge 1974, 14–22 WG- und SG-Paare auf einer Fläche von 10 ha). Erwartungsgemäß ähneln die Alarmlaute und Laute, die den Schwarmzusammenhalt in der Refraktärphase unterstützen, einander mehr als die agonistischen Lautäußerungen zur Brutzeit. Doch sind für unser Gehör nur die Gesänge und einige kräftige Rufe (A-, H-, I-Laut) gut unterscheidbar, nicht die vielen leisen, nur wenige Meter weit vernehmbaren Laute. Die meisten Goldhähnchen-Laute liegen zudem in hohen Frequenzbereichen (SG 7–8 kHz, WG bis 12 kHz), was ihre Interpretation erschwert. Erkennbar ist wohl der Rhythmus der Lautfolgen, die von deutlich abgesetzten Einzelementen ausgehend über klingelnd abfolgende Elementreihen bis zum monotonen Schwirren variieren, und die Länge der Einzelemente (si bzw. siii). Für uns gleichklingende Lautfolgen können sich aber aus verschiedenen Elementen zusammensetzen, diese können zudem innerhalb einer Lautfolge wechseln und damit ihre Bedeutung ändern (z. B. Abb. 17/3). Erst das Sonagramm verhilft zum Verständnis solcher Lautfolgen und kann anscheinend widersprüchliche Verhaltensweisen erklären.

Es wurden nur Laute berücksichtigt, die im Repertoire aller sonographisch bearbeiteten Goldhähnchen (6 WG, 5 SG) in gleichen Situationen gebracht wurden. Eine lautgetreue (phonographische) Wiedergabe ist unmöglich. Ich habe deshalb versucht, die Laute nach ihrer Funktion zu ordnen und zu benennen.

Der Reviergesang der Goldhähnchen setzt sich aus Strophen zusammen, zwischen denen sich mehr oder weniger lange Pausen befinden (Becker 1976: 7, Thielcke 1970). Er hat offenbar Revierverteidigungsfunktion, dient aber auch zum Anlocken des ♀. Weiters kommt ihm (wie auch vielen Lauten) Unterstützung des Paar-Zusammenhaltes, der Paar-Stimulation und -synchronisation zu. Gesang und Rufe lassen sich also allein nach der Funktion nicht unterscheiden. Der Reviergesang erfolgt besonders zur Fortpflanzungszeit. Adulte Goldhähnchen lassen neben dem Reviergesang einen melodischen, besonders beim WG sehr abwechslungsreichen Plaudergesang ohne starre Strophengliederung hören, der weitgehend funktionslos erscheint.

IV.1.1. Laute (= Rufe)

Abb. 1, 2

Es werden 16 (WG) bzw. 17 (SG) im Sonagramm distinkte Laute unterschieden und ihre Funktion geschildert. Nur der Balzfütterlaut (L-Laut) des SG hat bei der Zwillingsart keine Entsprechung. Bei einigen Lauten zeigte sich eine individuelle Variabilität: Stimmfühllaute (A-Laut, Abb. 5/5—7,10—13), Paarbindungslaut (I-Laut, Abb. 11/4—5,10—12), Balzfütterlaut (L-Laut, Abb. 18/2—5), kurzer Alarm (N-Laut, Abb. 19/2—3,6—8). Am stärksten (sogar vom selben Individuum) wurden Erregungslaut (H-Laut bzw. Endschnörkel) und (nur bei WG) Aggressionslaut D-3 variiert, die in den Abb. 12/2—4,6—8, 9/6 nur durch typische Beispiele und nicht in größter Variationsbreite dargestellt sind.

Die meisten Rufe werden von ♂ und ♀ gleich häufig gebraucht, ♀ äußern häufiger Paarbindungslaute (I-Laut), ♂ häufiger H-Erregungslaute. Nur der SG-Balzfütterlaut (L) ist auf das ♂ beschränkt. Einige Laute sind nicht an einen bestimmten Funktionskreis gebunden, sondern werden besonders bei Erregung an andere Lautäußerungen angehängt bzw. diesen vorangestellt (z. B. Abb. 14/6,8), wie dies auch andere Arten tun (z. B. Curio 1959, Thielcke 1970). Bei der Besprechung der Laute wird detailliert auf die Abschnitte verwiesen, in denen ihre Verwendung geschildert wird.

Wildfänge und Handaufgezogene waren nach ihren Lauten nicht zu unterscheiden. Auch isoliert handaufgezogene Goldhähnchen brachten situationsgerecht das vollständige, unveränderte Lautrepertoire, sobald sie mit dem entsprechenden Auslöser (z. B. Artgenossen) konfrontiert wurden. Diese Laute sind also angeboren (Curio 1959: 16).

A -, Stimmföhl- und Fluglaut: ein bei beiden Arten ähnlich klingendes lautes „ssii“, als Fluglaut (A 2) langgezogener, meist 4-mal wiederholt, etwa 100 m weit zu hören. Dient der Kontaktsuche und dem Zusammenhalt der Schwärme, Trupps, Paare (IV.2.4.), auch beim Anflug des Schlafbaums (IV.3.4.). Die Zeigeflüge beider Arten erfolgen mit Stimmföhl-, nicht mit Fluglauten (IV.3.6).

B -, Distanzlaut: bei WG ein kurzes, schnalzendes „Zick“, bei SG etwas weicher, „Zi, Zé“. Mahnt zum Einhalten der Individualdistanz (IV.2.4). Distanzlaute sind weiters häufig beim Pluster-Imponieren (IV.3.1.1, IV.3.1.2), bei WG auch zu Beginn der Paarbildung beim Neststimmen (IV.3.4).

C -, Imponierlaute: bei beiden Arten schrill-gepreßte „Ssi, Ssri, Ssre“- Laute, die bei SG schärfer klingen und meist zweimal wiederholt

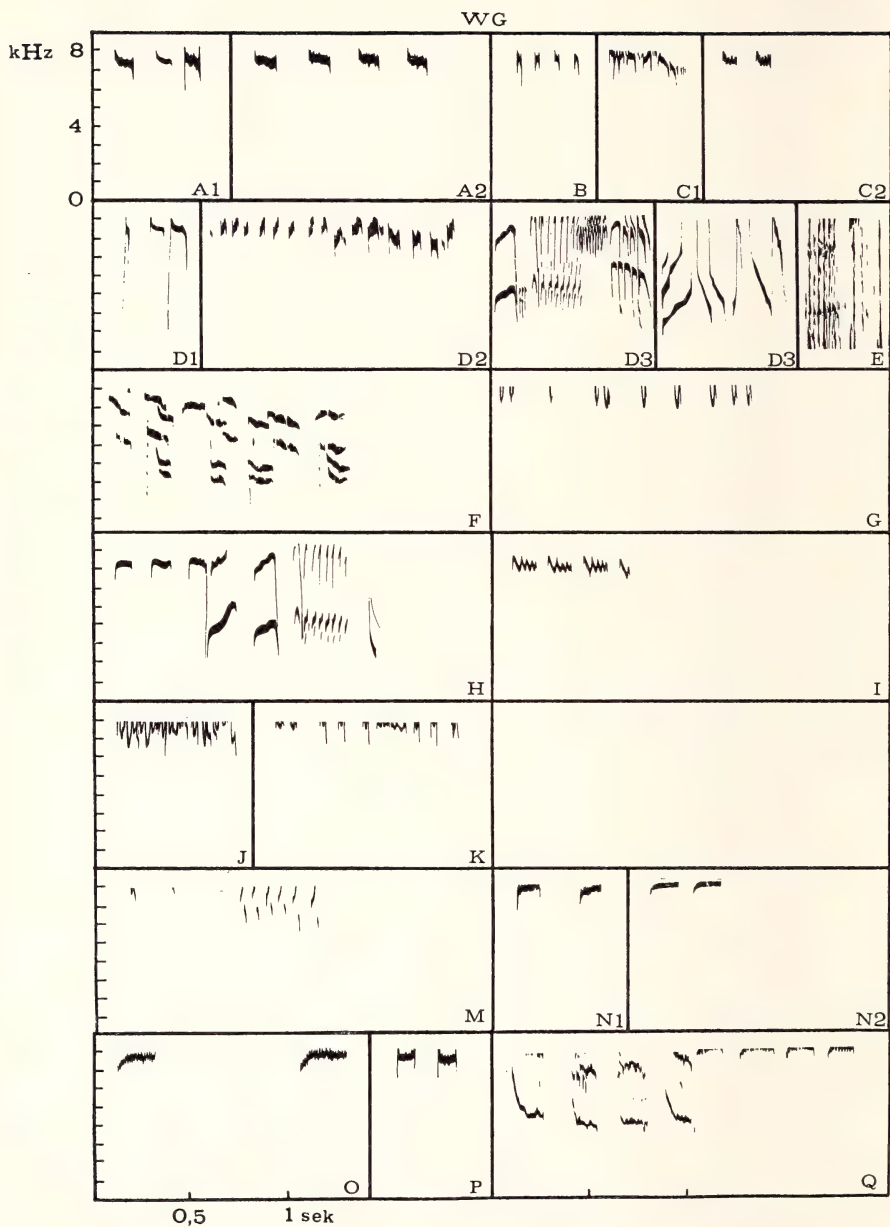


Abb. 1: Lautinventar des WG. Erläuterungen im Text, IV.1.1.

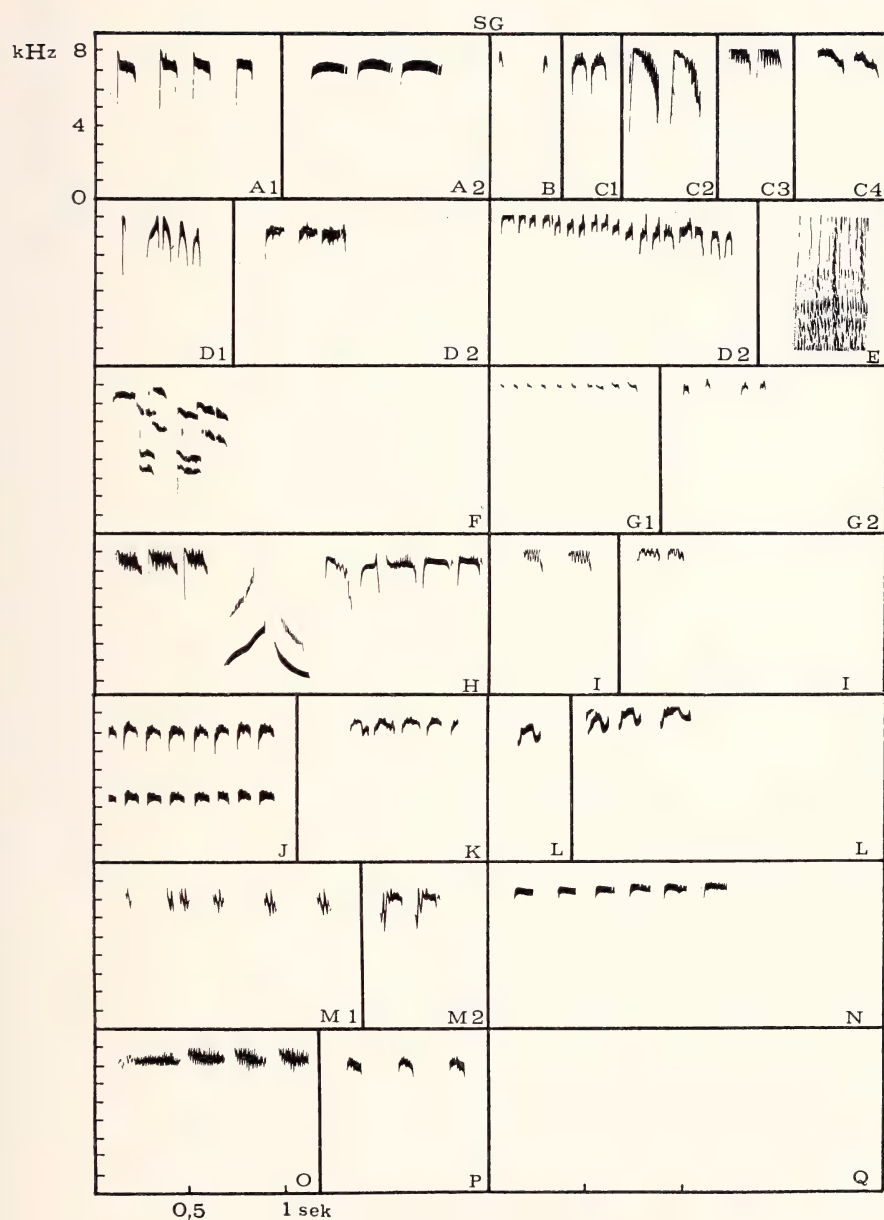


Abb. 2: Lautinventar des SG. Erläuterungen im Text, IV. 1.1.

werden. Sie begleiten besonders das Pluster-Imponieren (IV.3.1.1, IV.3.1.2) und Balztanzen (IV.3.3.4). Vielleicht wäre bei SG noch eine weitere Differenzierung möglich; C-2 hörte ich nur von SG-♂, C-4 vorwiegend von SG-♀.

D -, Aggressionslaute: abgehackte, schrille Einzellaute („Zick“, D-1) oder schwirrend-rasch abfolgende Lautreihen („Zick-Reihen“, D-2), meist mit langsam abfallender Tonhöhe, bei WG auch gepreßte, sich überschlagende Endschnörkel („Zizigürr“, D-3). D-Laute begleiten das aggressive „Vorwärts-Imponieren“ (IV.3.1.3) besonders bei WG-Auseinandersetzungen in den Herbsttrupps (D-2-Laute), Revierkampf (IV.3.1.4, überwiegend D-1) und anfänglich das Zusammenrücken auf Gefiederkontakt, solange also die aggressive Stimmung noch vorherrscht (IV.3.4).

E -, Verfolgungslaut: ein bei beiden Arten gleichklingendes, metallisch schnarrendes „Zerr“, das eher „Ärger“ als Aggression ausdrückt: bei Unterschreiten der Individualdistanz „zerr-t“ das angreifende bzw. vertreibende Goldhähnchen, meist im Flug. Verfolgungslaute sind häufig in dicht aufgeschlossenen Herbst- und Winterschwärmen (IV.2.4), werden beim Rivalenkampf kaum verwendet (IV.3.1.4).

F - Laute, „Wutgesang“: leise, gequetschte, gedehnte Lautfolgen stark wechselnder Tonhöhe bei höchster aggressiver Erregung: Beschädigungskampf (IV.3.1.4).

G -, Beschwichtigungslaute: schwirrend-rasche Lautfolgen, für unser Gehör von den aggressiven „Zick-Reihen“ nicht verschieden, dem Gegner bzw. Partner jedoch sofort verständlich: ein so beschwichtigendes Goldhähnchen wird nicht behelligt (IV.3.2). Die ♀ beider Arten beschwichtigen „Vorwärts-Imponierende“ (IV.3.1.3) und Hetzkopula-gestimmte (IV.3.3.1) Partner; G-Laute erfolgen auch bei Zusammenrücken auf Gefiederkontakt (IV.3.4).

H -, Erregungslaute: bei WG sich rasch wiederholende Endschnörkel, die nicht wie D-3-Laute gepreßt, sondern „klar“ vorgetragen werden. SG rufen ein klingendes „Ei-WeiJa“ (Abb. 12/6), dem C-Imponierlaut-ähnliches Sirren vorangeht und folgt. Vorwiegend von ♂ geäußert, bei großer sexueller Erregung: Vorwärts-Imponieren (IV.3.1.3), Hetzkopula (IV.3.3.1) und Kopula (IV.3.3.3). Bei Herbst-Zusammentreffen junger ♀ hörte ich (selten) verstümmelte H-Laute.

I -, Paarbindungslaut: ein rauhes „Sriih“ (WG) bzw. „Sreeh“ (SG), sehr ähnlich dem Standortlaut flügger Junger. Er ersetzt für das Brutpaar weitgehend den A-Stimmfühl laut. ♀ rufen ihn als Kopulations-Auf-

forderung (IV.3.3.2), wehren eine Hetzkopula ab (IV.3.3.1), verwenden ihn bei Zeigeflügen als Nachfolge- und Lockruf für flügge Junge, SG-♀ fordern damit zum Balzfüttern auf (IV.3.5).

J-, Neststimmlaute: ein zartes Schwirren. WG schwirren vielfach über 8 kHz, sind im Sonagramm höchstens teilweise (Abb. 16/7,8) faßbar. In Abb. 16/6 wurden die J-Laute eines alten WG-♂ mit halber Bandgeschwindigkeit aufgenommen, sie liegen zwischen 9 und 12 kHz. SG schwirren tiefer. SG-♂ rufen J-Laute mit zunehmender Erregung deutlich zweistimmig, den SG-♀ fehlen solche Untertöne durchwegs. Neststimmlaute werden vor und zu Baubeginn von beiden Partnern am Nestort gerufen (IV.3.4), ferner von ♂ im frühen Neststadium, wenn sie vom ♀ abgewiesen wurden (IV.3.3.1), von WG-♂ manchmal bei der Kopula (IV.3.3.3).

K-, Zusammenrücklaute: ähnlich dem J-Laut; doch ist das Schwirren gedehnter, leiser, die Lautelemente sind deutlicher abgesetzt; bei beiden Arten aus dem Bettellaut der Nestlinge entstehend. An der Schlafstelle bei Zusammenrücken auf Gefiederkontakt (IV.3.4).

L-, Balzfütterlaut: nur bei SG-♂ ein charakteristisches, schrillendes „Sissi“, über weite Distanz (50 m) hörbar, manchmal in ansteigender Lautfolge (Abb. 18/5), auch schon beim jungen ♂ (8 Monate) deutlich (Abb. 18/4). Vom ♂ beim Zubereiten und Transport der ♀-Nahrung.

M-, Bündellaut: weniger weit dringend als der L-Laut, ein scharfes „Siri“ (WG) bzw. „Sere“ (SG). Die Partner sammeln unter Bündellauten Nestlingsnahrung, Nestbaum-Anflug und Jungen-Fütterung erfolgen schweigend. Zu Baubeginn wird auch Nistmaterial mit Bündellauten getragen (IV.3.6, Zeigeflug). Mit Bündellauten beschwichtigen SG-♂ ihr aggressives ♀ in Nestnähe (IV.3.2) und beenden auch die Kopulations-„Strophe“ (IV.3.3.3).

N-, Kurzer Alarm: kurze, weithin (100 m) hörbare „Sii“-(WG), „See“-(SG) Laute, bei WG in höherer Tonlage als bei SG. Besonders gegenüber fernen, nicht unmittelbar gefährlichen Flugfeinden (IV.4.1), pausenlos und oft ohne erkennbare Ursache beim Flüggewerden der Jungen, während der Brutperiode abends vor dem Anfliegen des Schlafplatzes. Gelegentlich auch in anderen Erregungszuständen: bei Vorwärts-Imponieren und Vertreiben eines Rivalen (IV.3.1.3). So glaube ich auch in den „Erregungslauten mit Rivalenlautfunktion“, die Becker (1976: 87, 89) mittels Tonattrappe provozierte, N-Laute wiederzuerkennen.

O-, Langer Alarm: bei WG ein rauhes, scharfes, langgezogenes „Srii“, bei SG kürzer und tiefer. Bei WG folgen die Laute in großen Ab-

ständen (bis zu 1 min), SG rufen 4—5 mal rasch hintereinander und wiederholen diese Phrase in Abständen bis zu 1 min. Manche SG-♂ (1 Radolfzell, 1 Innsbruck) ließen der leicht ansteigenden Alarm-Phrase einen tieferen Laut folgen (Abb. 19/11). Langer Alarm erfolgt in unmittelbarer Lebensgefahr, auf der Flucht oder erst in Deckung (IV.4.1), er verändert sich bei Verschwinden des Feindes allmählich zu kurzem Alarm.

P -, Hassen : kurze, reine „Si“-Laute in perlendem Rhythmus, gegenüber einem Nestfeind (IV.4.2). Mit M-Bündellauten und I-Lauten untermischt, wenn fast flügge Junge bedroht sind, in höchster Gefahr auch mit O-Langem Alarm. Ältere Junge können dadurch zu panikartiger Nestflucht veranlaßt werden.

Q -, Angstschrei : ein quäkend-rhythmisches Geschrei unter stark wechselnder Tonhöhe, bei WG und SG gleich klingend; in Todesnot (IV.4.3). Als das bei Abb. 1-Q aus der Hand rufende WG sich zu wehren begann, folgten O-Alarmlaute.

IV.1.2. Reviergesang

Der Reviergesang der ♂ ist auf die Zeit beschränkt, in der die Gonaden aktiv sind, also auf die Fortpflanzungszeit (Thielcke 1970). Wie viele Singvögel singen adulte Goldhähnchen auch in der kurzen Zeitspanne zwischen Mauserende und Wegzugbeginn (September-Oktober), zeigen dann auch territoriales Verhalten und Bruchstücke von Balzhandlungen. Gleich verhalten sich auch Jungvögel desselben Jahres, doch setzt der volle Reviergesang erst im 8.—9. Lebensmonat ein.

Meine Ergebnisse entsprechen weitgehend den Befunden Beckers (1974); WG und SG der Umgebung Innsbrucks singen Reviergesang mit gleichem Strophenaufbau und gleicher Variabilität (SG) bzw. gleicher Variabilität der Strophen-Schlußteile (WG, Endschnörkel) wie Beckers Goldhähnchen im westlichen Bodensee-Gebiet.

WG und SG singen entlang ihrer Revierwechsel (vgl. V. 1), ohne sich länger an exponierten Stellen („Singwarten“) aufzuhalten. Meist gehen sie singend der Nahrungssuche nach; wenn sie ein großes Beutetier verschlucken, unterbrechen sie oft die Strophe.

WG: Gekäfigte WG sangen während des Heimzugs meist leise, oft ohne Schnörkel, „schmetterten“ in voller Lautstärke erst bei der Ankunft. Ihre einzige Strophe war konstant, variabel nur der Strophen-Schlußteil, es änderte sich lediglich die Lautstärke. Abb. 3/1—3.

SG: Es lassen sich 3—5 Strophentypen unterscheiden (Abb. 4/1—6), die nach Volierenbeobachtungen nicht gleichwertig sind (vgl. dazu G. & H. Thielcke (1970) beim Sonnenvogel *Leiothrix lutea*). Strophentyp I wird schon beim Heimzug und stets zu Beginn der Revierbildung gesungen. Alle Volieren-♂ begannen mit Strophentyp I wenige Tage (8—2 Tage, 3♂) vor oder am Vortag des Heimzug-Beginns (2♂; 1♂ während 4 Jahren stets am 8. Februar!). Sie sangen mit wechselnder Intensität und ohne Kopulationsversuche bis zur Ankunft (= definitiver Nistplatz) und setzten dann am selben Abend (n = 11) oder an den 1./2. Folgetagen (n = 16) in der von Becker (1974: 240) beschriebenen Weise mit intensivem Absingen aller Strophentypen (I—V) ein. — Strophentyp I leitet Revierverhalten ein, die Gonaden sind noch nicht funktionsfähig. Ein zumindest 5jähriges ♂ kopulierte in 2 Jahren noch auf dem Heimzug (Strophentyp I) mit seiner brutgestimmten, ständig auffordernden Partnerin: beide Erstgelege waren unbefruchtet. Erst das Zweit- und Drittgelege waren befruchtet, er sang dabei Strophentyp I—V. — Strophentyp V scheint eine besondere Bedeutung zu besitzen. Er ist auch im Sonagramm distinkt, deutlich zweiphrasig. Zwei noch am 4. Tag nach ihrer Ankunft partnerlose ♂ brachten ihn fast pausenlos, ebenso 2 Volieren-♂ und 1 Freiland-♂ bei Partnerverlust, obgleich sie noch wenig zuvor alle Strophen gesungen hatten. Waren sie wieder verpaart (nach 9—11 Tagen), sangen sie wieder alle Typen. Strophe V macht also auf ledige ♂ mit Revier aufmerksam, vgl. die Veränderung des Rufes beim Sperlingskauz nach Partnerverlust (König 1968).

Bei beiden Arten wechselt die Intensität des Reviergesanges während der Brutperiode:

	WG-Gesangsintensität (Beobachtungstage)	SG-Gesangsintensität (Beobachtungstage)
♂ unverpaart	7—8 Strophen/min (28)	8—13 Strophen/min (3)
Nestbau bis Schlupf	<1—4 Strophen/min (235)	5— 7 Strophen/min (39)
Schlupf bis Flüggeworden	1 Strophe/20 min (46)	1 Strophe/5 min (11)
Führen der Jungen	2—3 Strophen/min (12)	2— 4 Strophen/min (6)

Je später im Jahr eine Brut erfolgt, desto weniger wird gesungen. Doch führen selbst in Vollmauser befindliche ♂ ihre Jungen unter gelegentlichem Reviergesang.

Ein- und mehrjährige Vögel (Voliere) sangen gleiche Strophen. Die Strophen handaufgezogener und volierenerbrüteter waren oft kürzer und bestanden aus weniger Elementen. — Zwei ohne Nahkontakt aufgezogene

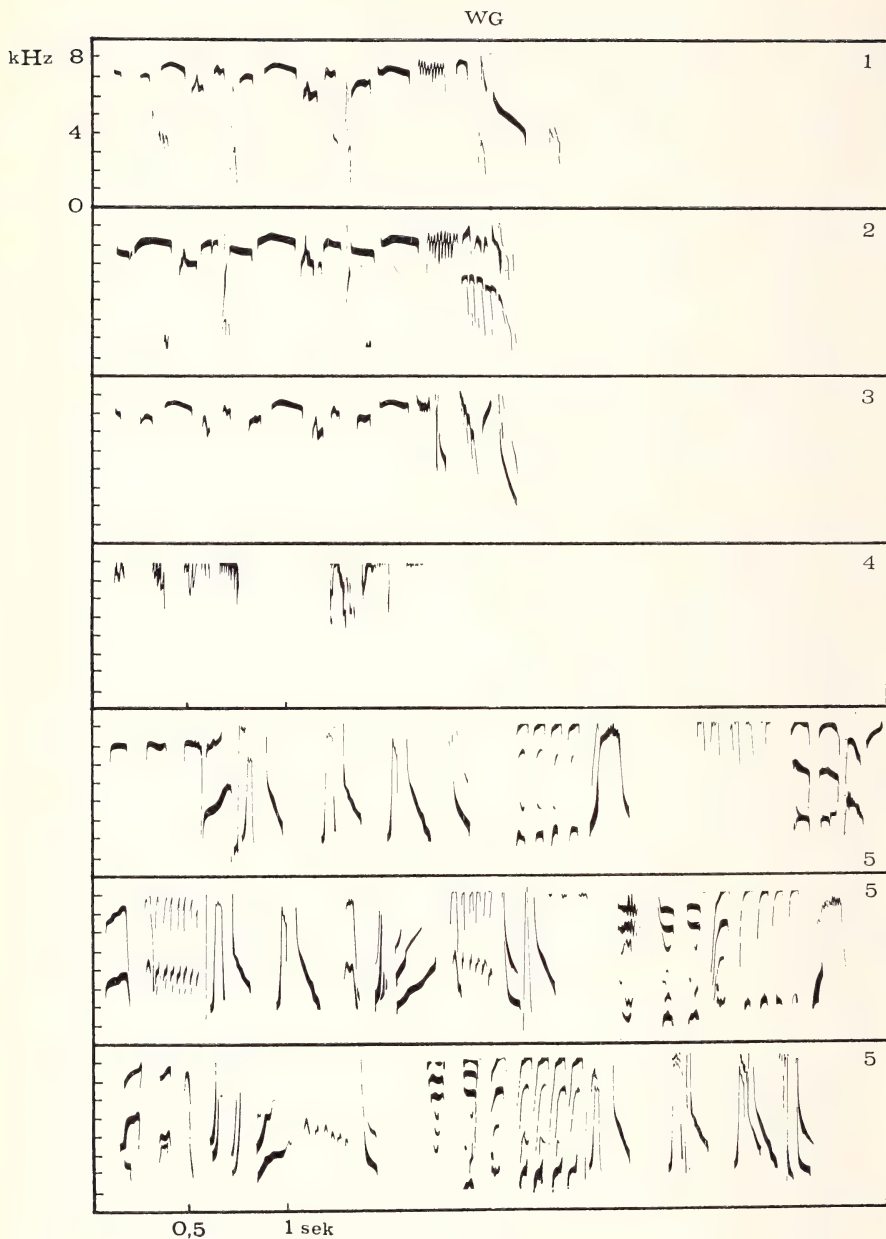


Abb. 3/1—5: WG, Revier- und Plaudergesang. 1—3: Reviergesang (1 ♂ Innsbruck, 3 Strophen, man beachte die Variabilität des „Endschnörkels“). 4: ♀-Plaudergesang. 5: ♂-Plaudergesang. — IV.1.2., IV.1.3.

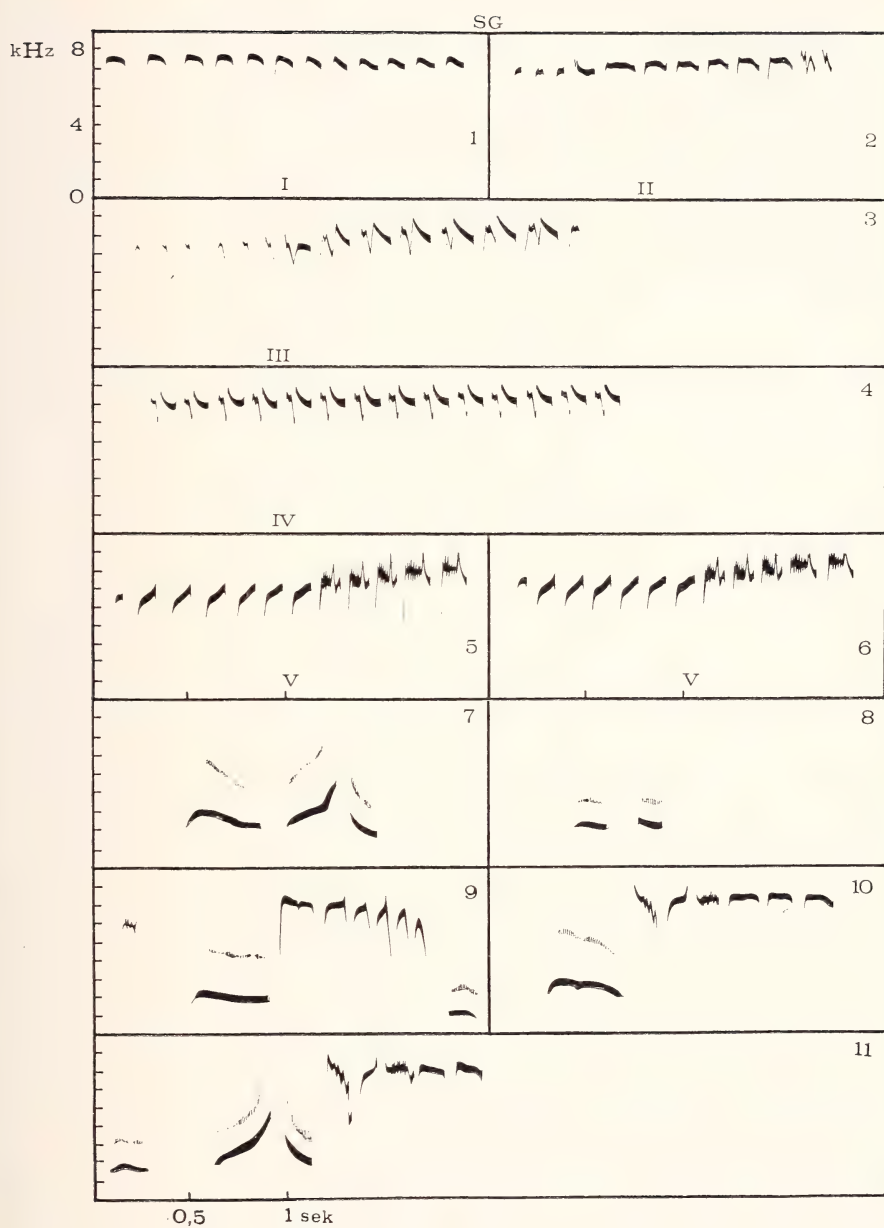


Abb. 4/1—11: SG, Revier- und Plaudergesang. 1—6: Reviergesang (1 ♂ Radolfzell), Strophentypen I—V. 7—11: ♂-Plaudergesang. 7, 8: „Ei-Wei ja“, „Wei ja“-Schnörkel. 9—11: durch Pausen getrennte Strophen. — IV.1.2., IV.1.3.

SG sangen im nächsten Jahr deutliche WG- und SG-Strophen: sie hatten die Gesänge im Alter von 18—104 Tagen aus einer 20 m entfernten Freivoliere gehört. Junge SG können also die WG-Revierstrophe samt Frequenzsprüngen und Schlußteil lernen! 3 ab dem 14. Lebenstag ohne Adultkontakt aufgezogene WG sangen teils typische, teils abweichende Elemente in verkürzter Strophe, deren Gliederung trotzdem gut kenntlich war. 2 neben singendem WG-♂ mit minderwertigem Futter aufgezogene WG-Junge brachten nie (5 Jahre) den typischen Reviergesang. 1 SG-Jungvogel einer Volieren-Spätbrut, der ab seinem 31. Lebenstag keinen SG-Gesang mehr gehört hatte, sang im nächsten Jahr vollendet 3, im darauffolgenden Jahr alle 5 Strophentypen. — Demnach scheint der Reviergesang in seiner Gesamtheit weder SG noch WG angeboren zu sein (die Jungvögel Linsenhairs 1962 dürften nach der Befiederung älter gewesen sein und könnten den Gesang schon erlernt haben), wohl aber ein grobes Muster. Die sensible Phase fällt vermutlich noch in die Nestlingszeit, ein späteres Lernen der Grundelemente und des Strophenaufbaus scheint nicht mehr möglich. Doch habe ich eine schallisolierte Aufzucht nicht versucht.

IV.1.3. Plaudergesang (Subsong, Jugendgesang)

Abb. 3, 4 und 38, 39

Der Plaudergesang entsteht bei beiden Arten gleitend aus dem Jugendgesang, der demgegenüber gequetscht/verzerrt klingt und wie z. B. beim Kleiber *Sitta europaea* (Löhl 1967: 79) mehr knarrende und quietschende Töne enthält. Jungvögel begannen am 37. (SG) — 42. (WG) Lebenstag mit dem Jugendgesang. Anfänglich sangen ♂♀ gleich oft, dominante ♀ öfter als schwächere ♂, ab dem 55.—62. Tag sangen die ♀ immer seltener, etwa ab dem 80. Tag nur mehr die ♂.

WG: Plaudergesang ohne strophige Gliederung, Abb. 3/5. Die häufigsten Elemente sind „Schnörkel“, die im Reviergesang die einzig variablen Elemente darstellen und nun beliebig aneinandergereiht werden, vermischt mit anderen Elementen des Reviergesangs und verschiedenen Lauten (bes. Aggressions-, Alarm-, Bündellaute). Gemächlich nahrungssuchende WG sangen ohne Unterbrechung bis zu 28 min (3.II.), in Volieren sogar bis 35 min, und können so mit kurzen Pausen (1—2 min) durch Stunden fortfahren.

SG: Plaudergesang eher strophig gegliedert, doch weniger abwechslungsreich als bei WG. Dem „Ei-Weija“-Schnörkel folgt kurzes Sirren, dann eine Pause (Abb. 4/9—11). SG reihen nie mehrere Schnörkel aneinander, sie trennen diese durch verbindende Elemente. Die „Strophe“ ähnelt mehr als bei WG den Erregungslauten bei der Hetzkopula, Abb. 12/8,7. — Der Plaudergesang erreicht seine größte Intensität in Refraktärphase und Zug-

zeit, gegenläufig zum Reviergesang, auch bei niedriger (Herbst) und fehlender (Winter) sexueller Aktivität. Plaudersingende ♂ stimulieren einander: wenn eines beginnt, fallen die anderen ein. Fast immer unterbleiben Aggressionen. Die ♀ „plaudern“ mit weniger abwechslungsreichen, kürzeren Strophen (Abb. 3/4), allerdings nur während des Wegzuges (Thaler 1973) und der Legeperiode, wenn sie über das ♂ dominieren, manchmal auch neben einem schwachen oder stark mausernden ♂ (Voliere).

IV.2. Normalverhalten

Zu den Bewegungen des Normalverhaltens (Bauer & Glutz 1966) gehören bei WG und SG besonders die der Nahrungssuche, die das ganze Jahr über mehr als 90 % der Aktivität ausmachen. WG und SG verhalten sich ähnlich, soweit sie sich nicht zugbedingt in art-untypischen Lebensräumen aufhalten.

IV.2.1. Hüpfen, Klettern, Schwirrfiegen

Abb. 5, 6

Die beiden Arten sind überwiegend Nadelwaldbewohner und bevorzugen dichtes Gezweig. Bei der Nahrungssuche bewegen sie sich hüpfend-kletternd, WG untersuchen die buschige Ast-Unterseite gründlicher (Abb. 5/3), SG kontrollieren dieselben Äste großräumig-oberseits (Abb. 5/8,9). Beide hüpfen mit synchron gesetzten Füßen, beim Auf- und Abwärtsklettern ebenso wie am waagrechten Ast (Abb. 5/4). Aufwärtssprünge ohne merkbare Flügel-Unterstützung gelingen bis ca. 15 cm. Besonders WG zwingen sich futtersuchend zwischen dichteste, reichbenadelte Ästchen (Abb. 5/1,2), die sie kopfüber-kopfunter in jeder Richtung beklettern, stemmen sich dabei mit abgestellten Flügelbögen und gespreiztem Schwanz ab. Die verhältnismäßig weit spannenden Zehen (Palmgren 1936) umgreifen stark benadelte Ästchen ebenso sicher wie dürre. Selten klettern sie längere Zeit wie Meisen mit nach oben gerichtetem Bauch, können es aber (z. B. an Birken und anderen Laubbäumen) minutenlang so aushalten. — Besonders WG suchen schlecht zugängliche Astspitzen in kurzbogigen Schwirrfliügen ab (Thaler 1973), fassen mitunter aus dem Flug heraus mit den Zehen zu und klammern sich dann „meisenartig“ an, um feste Objekte loszureißen; SG schwirrfiegen weitbogig auch an der Ast-Oberseite, weite Sprünge gehen plötzlich in kurze Senkrecht-Schwirflüge über (Abb. 6/6). Insgesamt rücken die WG langsamer voran und untersuchen „gründlicher“, im Einklang mit ihrer kleineren Vorzugsnahrung.

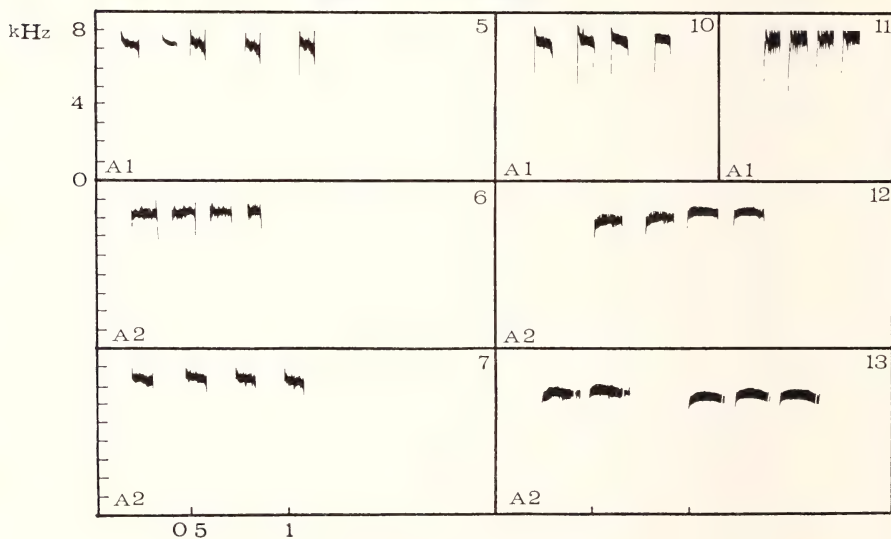


Abb. 5/1—13: Normalverhalten, Hüpfen, Klettern, Schwirrfiegen (IV.2.1.). 1—7: WG. 1—2: Kopfabwärts-Klettern. 3: an Kammast-Unterseite. 4: Auspicken einer Lärchengalle. 5: (A-1) Stimmfühllaute. 6, 7: 2 Fluglaute (A-2). — 8—13: SG. 8, 9: Nahrungssuche. 10: Stimmführlauf (A-1). 11: intensive Stimmführung nach Greifvogel-Alarm. 12, 13: 3 Fluglaute.

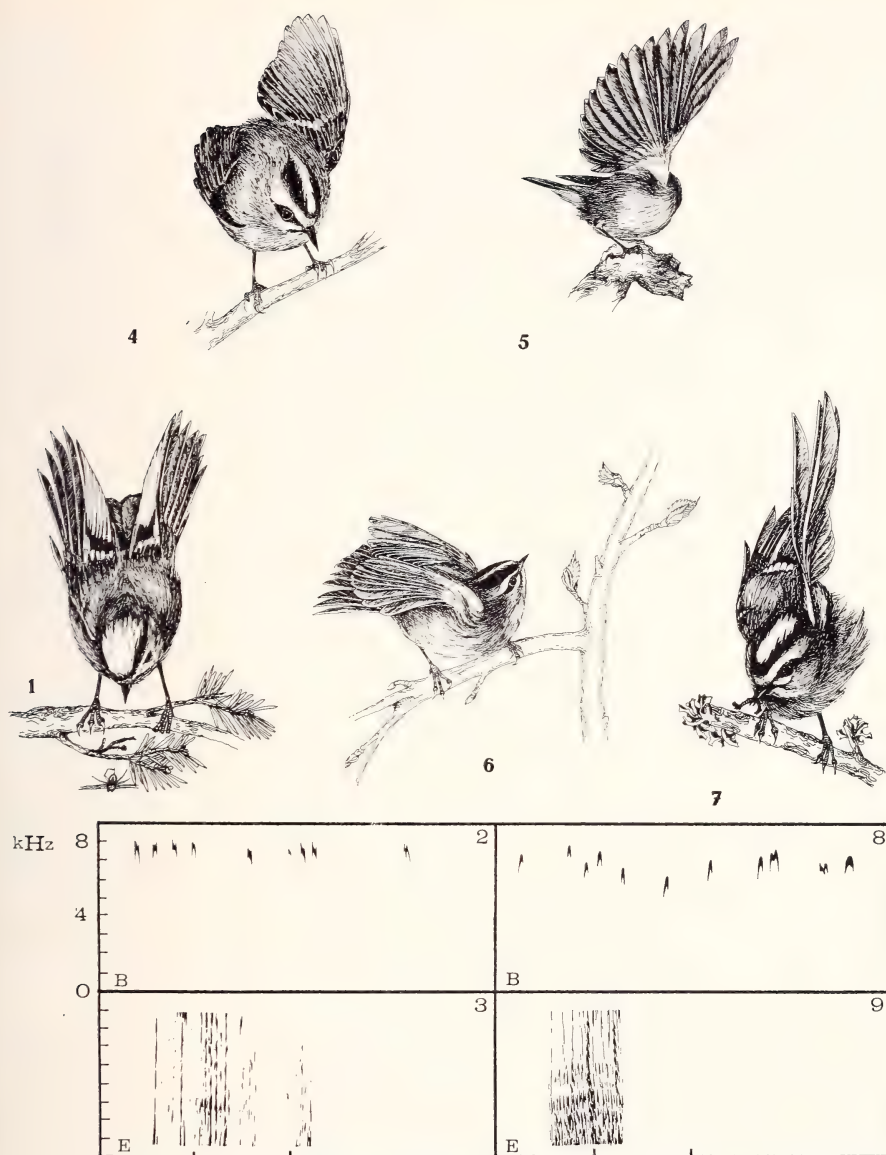


Abb. 6/1—9: Normalverhalten, Flügelzucken (IV.2.2.). 1—3: WG. 1: Droh-Flügelzucken, die Armschwingen sind gefächert. 2: Distanzlaute. 3: Verfolgungslaut „Zerr“. — 4—9: SG. 4: Erregungsschwaches Flügelzucken (asynchron). 5: Bei mäßiger Erregung: noch asynchron, doch hoch und in Vorwärts-Imponier-Haltung. Start-richtung nach links ist angedeutet, der entgegengesetzte (rechte) Flügel hochgeschlagen. 6: Ansetzen zum Schwirrflyug. 7: Droh-Flügelzucken. 8: Distanzlaute. 9: Verfolgungslaut „Zerr“.

IV.2.2. Flügelzucken

Abb. 6, 9

Aktive Goldhähnchen zucken fast pausenlos mit den Flügeln (WG $\bar{x}$ = 4,3/sek, n = 312; SG $\bar{x}$ = 4,1/sek, n = 800), noch häufiger (5—6/sek) bei schwacher Erregung bzw. Aufbruchstimmung. Dieses Flügelzucken ist als ritualisierte Intentionsbewegung (Löhr 1967 b) des Auffliegens zu verstehen und von der Endhandlung „Auffliegen“ weitgehend gelöst. Flügge Junge zucken ebenso intensiv wie Adulte. Bei WG verläuft die Bewegung so rasch, daß man sie nur bei konzentrierter Beobachtung wahrnimmt. Der Ausschlag der Flügel erfolgt in geringer Erregung seitwärts, kaum aufwärts. SG zucken deutlicher sichtbar, der Flügel wird fast immer hochgeschlagen, so daß die helle Flügelunterseite kurz aufblinkt (Löhr 1967 a findet ähnliche Unterschiede zwischen Europäischem und Felsenkleiber, *Sitta europaea* und *S. neumayer*). Bei erregungsschwachem Flügelzucken wird nur ein Flügel gehoben, stets der der einzuschlagenden Richtung entgegengesetzte (Abb. 6/4,5), der andere entweder etwa halb so hoch geschlagen oder (wie auch der Schwanz) nur wenige mm bewegt. Mit zunehmender Erregung wird das Flügelzucken synchron und verlangsam (Abb. 9/7) (wie auch beim Trauerschnäpper *Ficedula hypoleuca*, Curio 1959). Vermutlich kommt auch dem Flügelzucken artbindende Funktion zu, es könnte in gemischten Schwärmen einen gewissen Zusammenhalt gewährleisten. Bei fliegenden Jungen beobachtete ich ein Flügelzucken mit vermutlich aggressiver Bedeutung („Droh-Flügelzucken“). Nähern sich 2. derselben Beute, so zucken sie voreinander synchron, spreizen aber besonders den Arm (nicht die Hand wie beim erregungsschwachen Flügelzucken), vgl. Abb. 6/1,7. Der von den hellen Außenfahnen der Handschwingen gebildete Spiegel kontrastiert dann auffallend mit der dunklen Binde der Armdecken-Spitzen (Abb. 6/1). Löhr beobachtete (1967 b) ein „Droh-flügelzucken“ beim Mauerläufer *Tichodroma muraria*, wobei besonders das Rot der Armschwingen gezeigt wird.

IV.2.3. Weiträumige Flüge

Goldhähnchen überfliegen größere deckungsfreie Strecken nur ungern. Sie zeigen dabei meisenähnlichen (bes. Tannenmeise) wellenförmigen Flug und stürzen endlich mit rasanten Wendungen in das Dickicht. Sie landen in dichtem Gezweig in Stammnähe, nie auf den Astspitzen. Beim Zug scheinen sie vergleichsweise geradliniger zu fliegen (nur 1 Beobachtung).

IV.2.4. Lautäußerungen (Normalverhalten)

Abb. 5, 6

Stimmföhl-(A-1), Distanzlaute (B): sind die häufigsten Laute nahrungssuchender Schwärme. Bei losem Zusammenhalt äußern beide Arten ähnliche Stimmföhl-laute (A-1, ein lautes „Sii“ (Abb. 5/5,10).

— Mit zunehmender Schwarmbindung rufen WG ein leises „Zick“ (Abb. 6/2), das etwa einem Funksprung-Geräusch nahekommt, SG ein weicheres „Zi“, bzw. „Zè“ (Abb. 6/8). Aufgeschlossene Zugswärme, Wintertrupps an kalten Tagen „zicken“ ständig. Der gleiche Laut wird, rasch gereiht („Zick“-Reihen, D-Laut), bei aggressiver Annäherung verwendet (Abb. 9/3, 4,11), auch vor Rivalenkämpfen in höchster Erregung scharf abgesetzt ausgestoßen. Dies läßt vermuten, daß diese „Zick“-Laute (B) weniger zum Zusammenhalten als zum Einhalten der Individualdistanz mahnen (Thaler 1973). In Volieren einzeln gehaltene Goldhähnchen äußern Stimmföhlrufe häufig, den Distanzlaut nie. Ein handaufgezogenes, isoliertes WG-♀ rief Distanzlaute, wenn ich meine Hand näherte. —

Verfolgungslaut (E): Der schnarrende „Zerr“-Laut wird vom kurz verfolgenden, dabei die Individualdistanz wiederherstellenden Goldhähnchen gerufen, Abb. 6/3,9.

Fluglaut (A-2): Ortsveränderungen werden mit Fluglauten angekündigt, Abb. 5/6—7,12—13. Vereinzelte verwenden ihn zum Orten des Schwarms, rufen auch im Flug. Verpaarte lassen ihn nur selten hören, z. B. nach plötzlicher Trennung durch Greifvogel-Alarm, Abb. 5/11 (wie es Nicolai 1956 auch beim Gimpel *Pyrrhula pyrrhula* beobachtete). Der Flugruf leitet auch den Zug ein. Dieses nächtliche Zusammenrufen ist eine Besonderheit. Trotzdem scheint es nur Gätke (1891: 328) bei Massenzügen von WG auf Helgoland aufgefallen zu sein. Seine Beschreibung ist sehr stimmungsvoll: ... „Einen eigenthümlichen, ich möchte wohl sagen hochpoetischen Eindruck macht es während eines milden klaren Frühlingsabends, wenn lange nach Sonnenuntergang die Stimmen aller befiederten Wanderer entschlafen sind ...“, „... wenn dann durch die Stille, wie halb im Traum, die klare feine Stimme dieses Vögelchens erklingt und man bald darauf dasselbe aus einem nicht fernen Gebüsch gegen den noch durchleuchteten Abendhimmel aufsteigen sieht; sein Lockruf: hiit — hiit — hiit — erschallt in gemessenen Zwischenräumen, während es in ein paar schwach ansteigenden Kreisen über die benachbarten Gärten hinfliegt; und aus jedem Gebüsch, hier, dort, da, nah und fern, tönt es hell und klar: hiit, hiit — hiit, hiit — hiit — hiit, und von allen Seiten steigen die zur Reise geweckten Gefährten empor ... , die Locktöne verstummen, wenn der letzte Nachzügler sich angeschlossen, und die kleinen Wanderer entschwinden dem Blicke. —“

IV.3. Partner-, rivalenorientiertes Verhalten

Die „Ausdrucksbewegungen“ im Sinne Stamms (1964) werden von oft unerwarteten Umrißveränderungen begleitet, die das üppige, lange Klein-

gefieder ermöglicht. Das auffallende gelbe/orange, aufrichtbare Scheitelgefieder bildet einen wesentlichen Bestandteil dieser Bewegungen und einen vielseitig verwendeten Auslöser (siehe auch Lack 1937). Neutral getragen ist es als dünne, gelbe Linie zwischen den schwarzen Begrenzungsstreifen sichtbar (z. B. Abb. 6/6). Bei „verdecktem Scheitel“ ist das Gelb unter den schwarzen Federchen nahezu verborgen (Abb. 8/1). Vom „lockeren“ zum „gesträubten Scheitel“ gibt es alle Übergänge. Im Extrem bietet sich ein leuchtend-flammendes Krönchen, das von der Schnabelwurzel bis zu den Augen und zum Hinterkopf reicht (Abb. 15/1,6). Der Wechsel kann in Sekundenschnelle erfolgen.

IV.3.1. Imponieren

Goldhähnchen imponieren vor Partner und Rivalen nahezu gleich. Besonders zu Beginn der Anpaarung behandeln ♂ ihre ♀ wie Rivalen. Eben vermauserte Jungvögel beider Geschlechter „droh-imponieren“ voreinander im Herbst, ♀ zeigen dann also ein ambivalentes Sexualverhalten (Lorenz 1968). Imponiert wird am häufigsten im Herbst und im Vornest-Stadium.

IV.3.1.1. Pluster-Imponieren

Abb. 6/5,7

Ein Pluster-Imponieren geringer Intensität erfolgt, wenn sich WG und/oder SG bei der Nahrungssuche zu nahe kommen, auch wenn ♂♀ in der Anpaarungszeit zusammentreffen, sich also noch nicht „kennen“. WG sind mehr minder steil aufgerichtet, haben aber die Fersen abgewinkelt, Abb. 7/2. SG stehen vorgeneigt, Abb. 7/11, Hinterrücken- und Bauchgefieder sind locker bis leicht gesträubt, die ♂ tragen den Scheitel locker, die ♀ ganz verdeckt. Dazu erfolgt hohes, manchmal verlangsamtes, asynchrones Flügelzucken, Abb. 6/5.

Laute: Je nach dem Grad der Erregung B-, C-, D-Laute, Abb. 7/3—5,7—8, 12,14. Auch Revier- und Plaudergesang können in leichter Pluster-Imponierhaltung gesungen werden, bei Strophenende wird der Scheitel etwas gesträubt (Abb. 7/1,10,6,13,9,15).

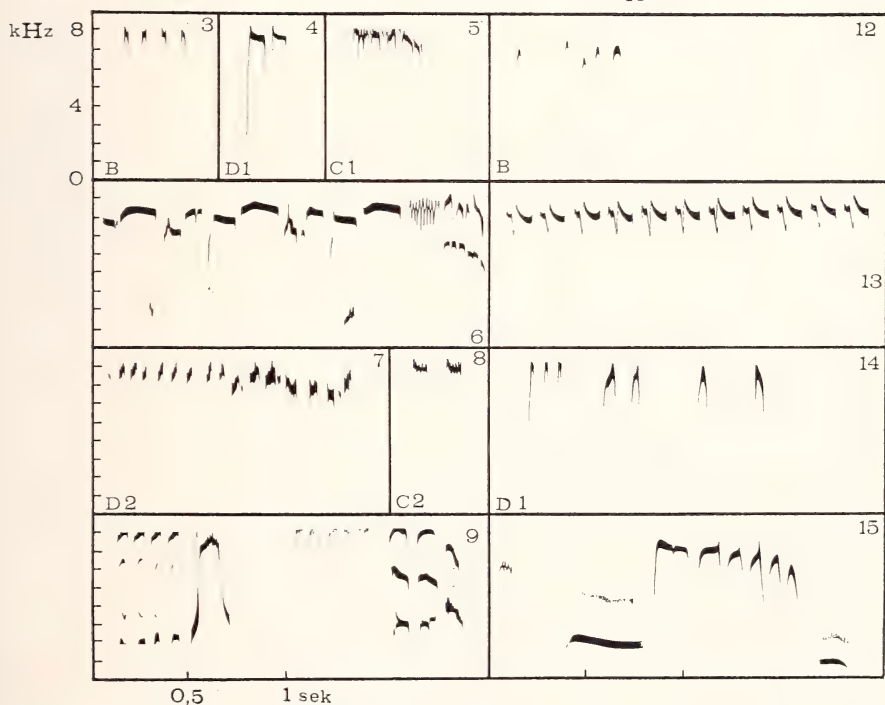


Abb. 7/1—15: Plusterimponieren (IV.3.1.1.). WG 1—9, SG 10—15. 1, 10: schwache Imponierhaltung (Hinterrücken locker, Scheitel leicht gesträubt), beim Reviergesang. 2, 11: Imponierhaltung deutlich, WG aufrecht, SG vorgeneigt; Plaudergesangs-Haltung. 3, 12: Distanzlaute. 4, 7, 14: Aggressionslaute. 5, 8: Imponierlaute. 6, 13: Reviergesang. 9, 15: Plaudergesang.



1

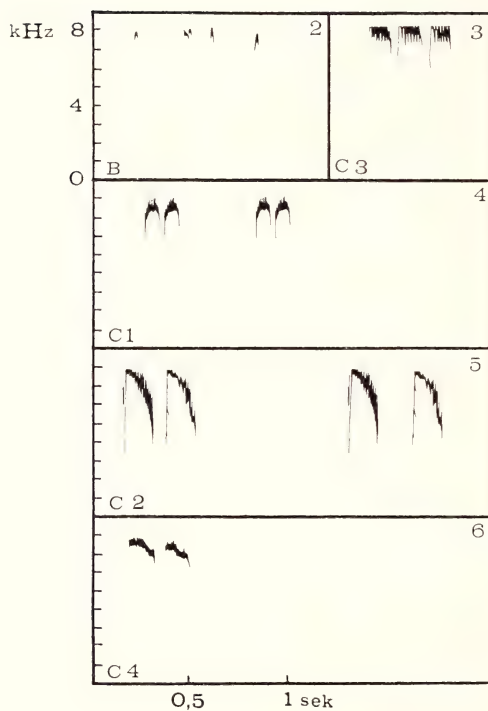


Abb. 8/1—6: Intensives Pluster-Imponieren bei SG (IV.3.1.2.). 1: ♂♀ imponieren breitseitig, der Abstand zwischen den Vögeln erscheint verkürzt, beträgt mindestens 10 cm. 2: Distanzlaute. 3—5: Imponierlaute (C). 6: ♀-Imponierlaut C-4.

IV.3.1.2. Intensives Pluster-Imponieren (nur SG)

Abb. 8

Diese auffallende Bewegung fehlt dem WG. Sie ist besonders häufig in der Anpaarungszeit. Die Partner sitzen sich schräg und maximal geplustert gegenüber, präsentieren sich also in „Übergröße“, und vollführen in Abständen von 4—20 sek kurze Drehsprünge, verharren dann wieder nahezu unbeweglich. Flügelzucken unterbleibt, manchmal werden starre, ruckartig-langsame Schnabelreibe-Bewegungen ins Leere ausgeführt, der Schnabel berührt die Unterlage nicht. ♂♀ tragen das Kopfgefieder angepreßt und den Scheitel verdeckt (Abb. 8/1). Ein Plusterimponieren kann mehrere Minuten währen (im Freiland bis 8 min) und wird meist „zwanglos“, durch Nahrungssuche oder (seltener) durch Hetzen beendet. Die Bewegung wird gegenüber Rivalen kaum je angedeutet und auch im Herbst nur wenige sek ausgeführt.

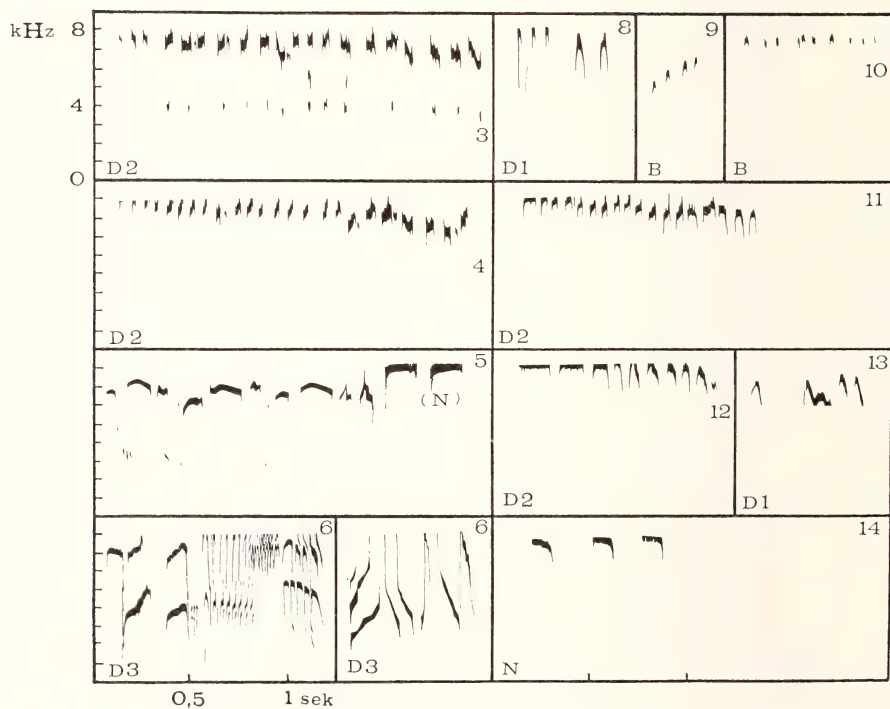
Laute: Einzelne Distanzlaute (B) (Abb. 8/2) sowie im Augenblick des Drehsprungs 1—2 Imponierlaute (C) (Abb. 8/3—6).

IV.3.1.3. Vorwärts-Imponieren

Abb. 9, 10, 12

Bei WG und SG verschieden. WG zeigen dem Partner/Rivalen den weit gesträubten Scheitel, SG das Gesicht. WG imponiert in Vorwärts-Haltung unter ständigen Auf/Ab-Bewegungen. Es richtet sich zuerst kurz steil auf, knickt dann ruckartig im Fersengelenk ein und kippt mit starr wirkender Bewegung nach vorn, beugt zugleich den Kopf, so daß der Schnabel senkrecht zur Unterlage weist, und spreizt maximal den Scheitel (Abb. 9/2). Die Bewegung wirkt im Gegensatz zum sonst so „quiriligen“ Verhalten der Goldhähnchen überaus steif, geradezu mechanisch, wurde wohl aus diesem Grund als „Krankstellen“ (Pontius 1960) verkannt. Mit zunehmender Aggressivität spreizt es unter Seitwärtsdrehung den dem Gegner zugewandten Flügel und fächert den Schwanz, Abb. 9/1. Darauf folgt blitzschnell die Attacke. Beschädigungskämpfe sind im Frühjahr selten (jedoch mit Tonattrappen provozierbar, Becker 1974, 1976), im Herbst häufig. ♀ imponieren voreinander auffallend und lange im Herbst, ihre Begegnungen enden nie plötzlich/aggressiv mit Kampf, sondern erst mit Nahrungssuche. Ich beobachtete eine 18-min-Begegnung, Moll (1973) ein mindestens halbstündiges ♀-Imponieren. Diese Zusammentreffen wurden oft als „Herbstbalz“ mißdeutet, doch sind ♂ kaum je beteiligt (bei mir nur in 1 von 19 Beobachtungen; vgl. Geyr von Schweppenburg 1943, Moll 1973, Rinnhofer 1969).

Auch interspezifische Auseinandersetzungen werden so eingeleitet, z. B. Meisen aus der Nestnähe vertrieben, wie auch von Pontius (1960) beobachtet. Das Vorwärts-Imponieren wird, gering modifiziert, als Paarungs-



einleitung (Abb. 12/1) und beim Zusammentreffen am Nest gebracht. Das WG ♂ beugt sich nach angedeuteter Aufwärts-Bewegung weit-langsam nach vorn, der Scheitel wird kurz, förmlich „flackernd“ gesträubt. Die ♂ imponieren oft am ♀ „vorbei“, blicken es betont nicht an.

SG imponieren vorwärts in gleichen Situationen. Die Aufwärts-Bewegung verläuft immer kurz, kann wie ein knappes Nicken oder Hochschnellen wirken. Dann verharrt es starr in tiefer Vorwärts-Lage, Abb. 9/7, 12/5, liegt bei großer Erregung nahezu auf den Fersen, den Schnabel geradeaus (nie nach unten) gerichtet. Der Schwanz wird ruckweise gefächert, die Flügel durchgestreckt hochgerissen, bei zunehmender Erregung synchron und langsam. Herbst-Zusammentreffen geschehen seltener als bei WG (SG-Schwärme halten weniger engen Kontakt), sind von intensivem Pluster-Imponieren eingeleitet und enden nach wenigen sek meist kampfflos. Im Frühjahr konnte ich keine Beschädigungskämpfe beobachten, sie sind auch nur selten beobachtet worden (z. B. Cuisin 1966: 279). Bei der Paarungseinleitung vibriert das ♂ mit erhobenen Flügeln (Abb. 14/3), Flügelzucken erfolgt erst kurz vor dem Abflug. Bei Begrüßungen in den Brutpausen wird nicht gezuckt, nur vibriert.

Laute: Das Vorwärts-Imponieren wird von sehr verschiedenen Einzellauten und Lautfolgen begleitet: aggressive D-Laute, N-Alarm-Laute, beschwichtigende G-Laute. Das WG bringt gegenüber dem Rivalen aggressive Zick-Reihen (D-2), bei zunehmender Aggressivität abgehackte Einzellaute (D-1), auch gepreßte Endschnörkel (D-3). Manchmal fließen leise Reviergesangs-Motive ein, stets Elemente des Strophen-Hauptteils, die hastig-verstümmelt vorgebracht werden (Abb. 9/3—6). — Gegenüber dem ♀ erfolgen je nach Situation volltönende Endschnörkel (H-Laut, bei Paarungseinleitung), beschwichtigendes Zicken (G-Laut) am Nest, Abb. 12/2—4, 14/7. In Brutpausen kann das ♀ auch mit stummem Vorwärts-Imponieren begrüßt werden.

SG verwenden gegenüber dem Rivalen Distanz-(B-) und Aggressionslaute (D-1, kaum D-3), selten Alarmlaute (N), Abb. 9/8—14). Dem ♀ gegenüber

Abb. 9/1—14: Vorwärts-Imponieren (IV.3.1.3.). WG 1—6, SG 7—14. 1: ♀-Imponieren, das untere ist aus der Aufwärtsbewegung zurückgekippt. 2: ♂-Imponieren, dargestellt die durchschnittliche Ausgangs- und Endhaltung. 3, 4, 6: aggressive D-Lautreihen. 5: verstümmelter Reviergesang (Rhythmus unregelmäßig, ohne Schnörkel), mit 2 kurzen Alarmlauten (N) endend. 7: vorwärts-imponierende SG-♂: Flügel synchron hochgerissen, Schwanz gefächert, Abstand mindestens 50 cm! 8, 11, 12: Aggressionslaute D-1, 3. 9, 10: Distanzlaute. 13: gedehnte Aggressionslaute (D-1) eines jungen ♂ (ca. 9 Monate). 14: kurzer Alarm (N).

erfolgen bei Paarungseinleitung und bei Begrüßungen in den Brutpausen ein charakteristisches „Ei-Weiija“ (Erregungslaut H), das dem WG-Endschnörkel entspricht (Abb. 12/6), oder Lautreihen wie bei der Hetzkopula (Abb. 9/12, 12/7,8).

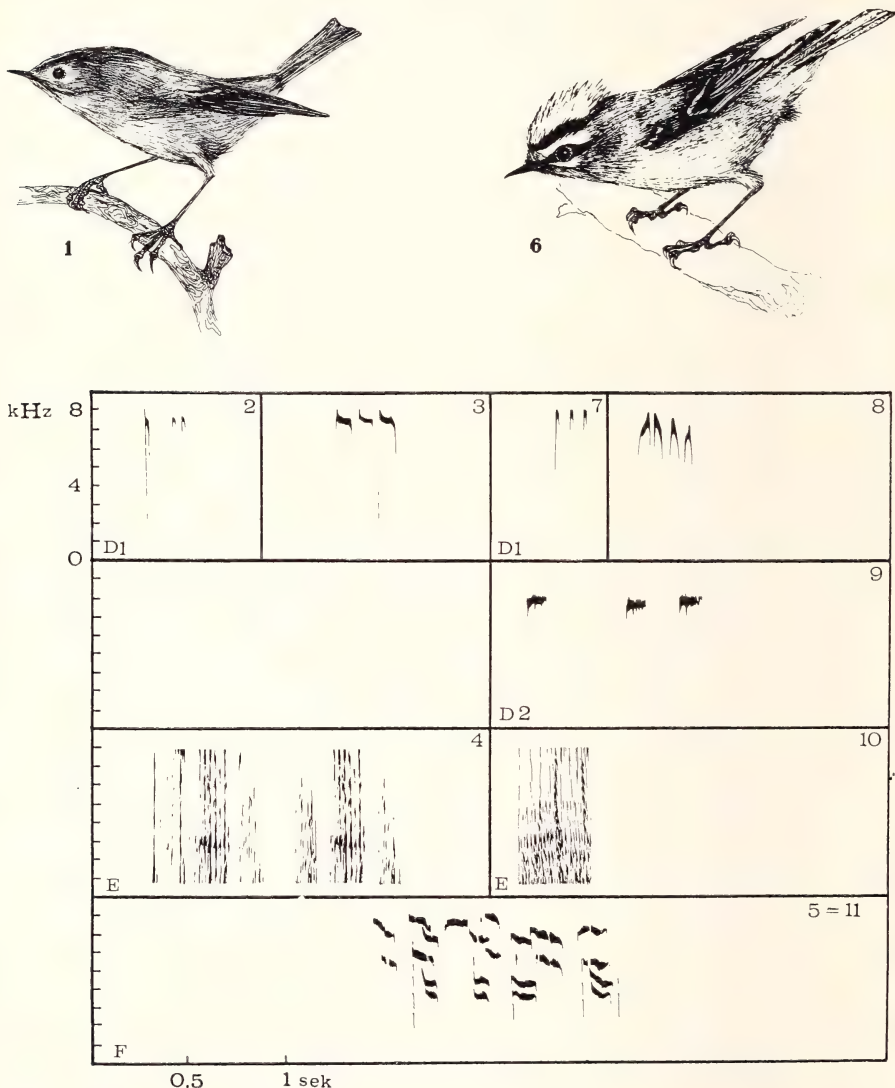


Abb. 10/1—11: Kämpfen (IV.3.1.4.). WG 1—5, SG 6—11. 1, 6: Revierkampf, Haltung vor dem Angriffsflug. 2, 3, 7, 8: Einzel-Aggressionslaute (D-1). 4, 10: E-Verfolgungslaut „Zerr“. 5, 11: Wutgesang (F). 9: gedehnte D-Aggressionslaute eines jungen SG-♂.

IV.3.1.4. Kämpfen

Abb. 10

Es kämpfen nur die ♂, ♀-Kampf habe ich nie beobachtet.

Revierkampf: WG visieren einen in das Revier eindringenden singenden Rivalen hochbeinig mit angepreßtem Gefieder und verdecktem Scheitel kurz an (Abb. 10/1), SG sind dabei tief geduckt, glatt, der Scheitel ist manchmal leicht geöffnet (Abb. 10/6), bei beiden ist nur das Nackengefieder leicht angehoben. Flügelzucken erfolgt rasch, doch nicht hoch: die helle Flügelunterseite blinkt auch bei den SG nicht auf. Der Eindringling wird in rasendem Angriffsflug vom Zweig gestoßen und flüchtet panisch in geradlinigem Flug.

Herbstkampf: folgt dem Vorwärts-Imponieren, wenn kein ♂ nachgibt (beschwichtigt, flüchtet). Die Beteiligten springen aufeinander los und trachten sich an Flügelbug oder Rücken des Gegners zu verkrallen und zu hacken. Die Kämpfer sind „blind und taub“, taumeln mitunter ineinander verkrallt zu Boden, wo sie sich weiter bearbeiten und man sie mit der Hand greifen kann. Sie versuchen dabei den Gegner mit durchgestreckten Beinen abzuwehren: auch bei Beschädigungskämpfen in Volieren gab es keine ernste Verletzung (vgl. dagegen Löhrl 1967 a beim Kleiber, Curio 1959 beim Trauerschnäpper).

Laute: Angreifende ♂ stoßen im Vorneststadium nur einzelne gepreßte D-Laute (Abb. 10/2,3,8,9) aus und vertreiben ab dem Eistadium schweigend. Nur selten erfolgt der Zerr-Laut (E-Laut) (Abb. 10/4,10), mit dem auch andere Kleinvögel aus der Nestnähe vertrieben werden. — Bei Herbstkämpfen gibt es D- und E-Laute. — Volieren-♂ beider Arten bekämpften sich während des Eistadiums durch die trennenden Gitter (die 2 Volieren waren 2 m voneinander entfernt). Nach einigen Angriffsflügen brachten sie, mit weitgespreiztem Scheitel und gefächertem Schwanz an das Gitter gekrallt und für Außenreize (Anblasen, Berühren) minutenlang unempfindlich, einen untypischen leisen Wutgesang (Abb. 10/5,11).

IV.3.2. Beschwichtigen

Abb. 11

Beschwichtigende WG, SG tragen das Körpergefieder locker, weder geplustert noch angepreßt, der Scheitel ist verdeckt. Werden sie trotzdem attackiert, erfolgt Flügelvibrieren. Sie zeigen Übersprungbewegungen: über-

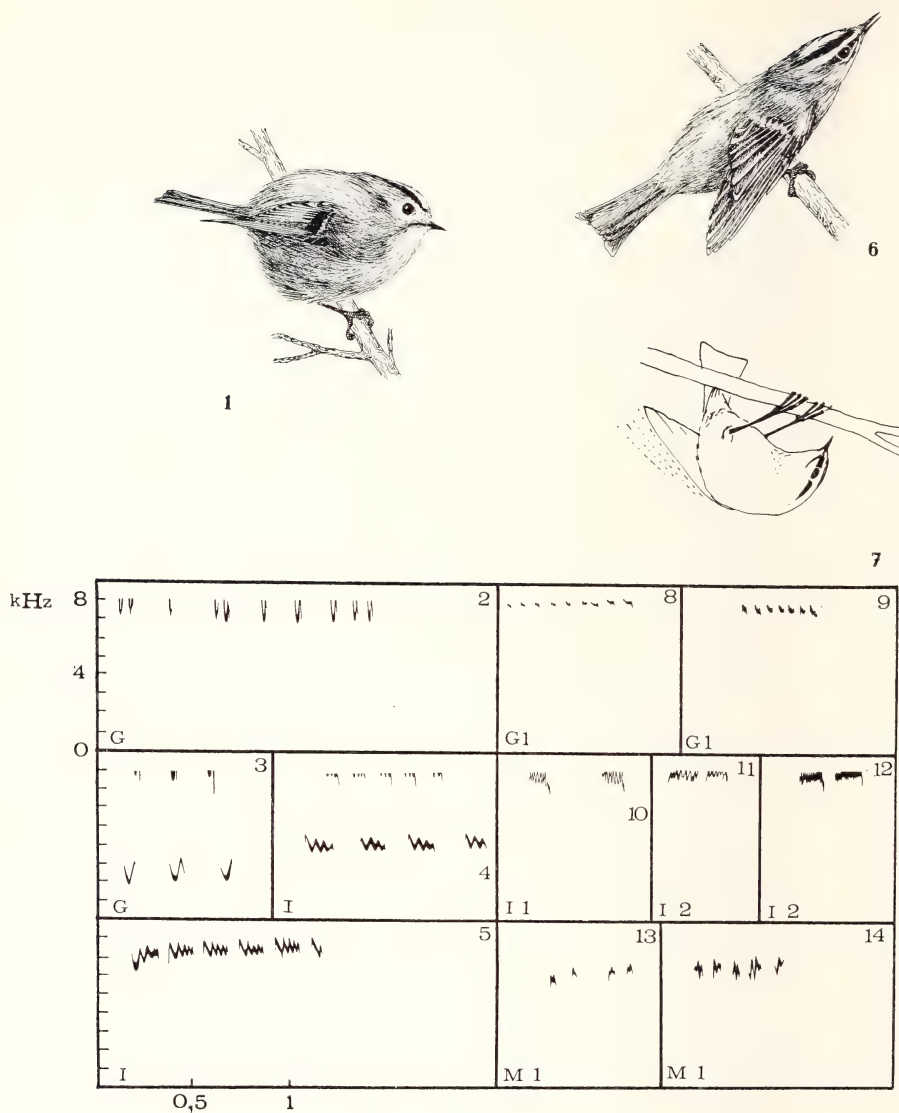


Abb. 11/1—14: Beschwichtigen (IV.3.2.). WG 1—5, SG 6—14. 1: beschwichtigendes WG-♀. 2, 3: G-Beschwichtigungslaute, 3: ♂ beschwichtigt das nestdominante ♀. Die obere unvollständig wiedergegebene Lautreihe reicht bis ca. 12 kHz; dieselben Laute sind in der unteren Reihe mit halber Bandgeschwindigkeit (9,5 cm/sek) wiedergegeben (Maßstab verdoppeln!). 4: I-Paarbindungslaut bei der Abwehr eines aggressiven ♂ (4 Elemente in halber Bandgeschwindigkeit, vgl. Abb. 11/3). 5: I-Paarbindungslaute bei Hetzkopula. 6, 7: beschwichtigendes (Droh-Schnabelöffnen!) und abrutschendes SG-♀. 8, 9: beschwichtigende Zick-Reihen (G-Laute). 10, 11, 12: I-Paarbindungslaute verschiedener Intensitätsstufen, max. in 12. 13, 14: beschwichtigende M-Bündel-Laute.

trieben hastiges Nahrungssuchen, Flügelputzen, Leerlaufpicken. So beschwichtigt auch das eben im ♂-Revier eintreffende ♀. Es sucht besonders intensiv Futter, ohne das noch aggressiv gestimmte ♂ nur einen Augenblick aus den Augen zu lassen (Abb. 11/1), bewegt sich langsam und behäbig, springt kaum, es „rutscht“ förmlich durch die Zweige. Wird es vom ♂ aggressiv fixiert, vibriert es mit leicht abgestellten, gesenkten Flügeln, ohne die Nahrungssuche zu unterbrechen. Die große Bedeutung des ♀-Beschwichtigens zur Anpaarungszeit (vgl. auch Deckert 1969: 43, beim Sperling *Passer domesticus*) zeigt sich besonders deutlich in Volieren. Kaum legte ein anfangs geplustert beschwichtigendes ♀, durch die ständige Nähe des aggressiven ♂ allzusehr beunruhigt, das Gefieder glatt an, wurde es als Rivale behandelt und bis zur Erschöpfung gehetzt, angegriffen und sogar verletzt (Verletzung durch Schnabelhieb an Schnabelbasis, Auge, Hinterkopf). — Vom ♀ aus der Nestnähe vertriebene ♂ weichen ebenfalls flügelvibrierend und flach-geduckt.

Laute: G-Laut, (Abb. 11/2,3,8,9), I-Laut (Abb. 11/4,5,10—12), selten leise Distanz-Laute (B-Laut). SG-♂ des Neststadiums beschwichtigen mit rasch gereihten Bündel-Lauten (M-Laut, Abb. 11/13,14).

IV.3.3. Paarbildung

IV.3.3.1. Hetzkopula

Abb. 11, 12

Paarungsgestimmte ♂ verfolgen kopulationsunwillige, nicht auffordernde ♀ mit Hetzkopulae. Volierenbeobachtungen zeigen, daß ♀ im frühen Nestbaustadium diese provozieren, wenn die ♂ desinteressiert sind. Sie fliegen dann pausenlos im Zeigeflug mit auffälligen, hellen (die sie beim Auspolstern vermeiden, Thaler 1976: 125) oder großen Niststoffbündeln so lange knapp am ♂ vorbei, bis er hetzt. Sie blicken ihn dabei betont nicht an und verbauen nicht, sie sind auch noch nicht paarungswillig. Vermutlich ist die Hetz-Kopula eine die Paar-Synchronisation fördernde Balzhandlung.

Die Männchen beginnen mit „Vorwärts-Imponieren“, führen mit weit offenem Schnabel und stark gesträubten Kloakenkranzfedern starre Verbeugungen (WG) bzw. ruckartige Streckbewegungen (SG) aus und fixieren intensiv ihr ♀ (Abb. 12/1,5). Blitzartig starten sie auf das sofort flüchtende ♀. WG insistieren mehrere Sekunden: erreichen sie es, erfolgt ein Kopulationsversuch ohne Kloakenkontakt (oft an Kopf, Rücken). SG insistieren weniger und lassen, sobald die ♀ abdrehen, ab. Fassen sie aber das ♀ im Flug, so endet die Verfolgung wie bei den WG.

WG-♀ beschwichtigen nach der Hetzkopula mit Flügelvibrieren und beginnen sofort, ohne das Gefieder zu ordnen, mit der Nahrungssuche, oder

fahren mit dem Nestbau fort. SG-♀ drohen ihr ♂ nach einigen Runden ab, indem sie mit glattem Gefieder sitzen bleiben, sich mit angezogenem Kopf und offenem Schnabel (Drohschnabelöffnen, Curio 1959) dem schwirfliegenden ♂ zuwenden und mit gesenkten Flügeln vibrieren (Abb. 11/6). Ein sehr erregtes ♂ fliegt trotzdem an, das ♀ „rutscht“ dann ab (Abb. 11/7), worauf er über ihr landet und nach Stirn und Schnabelansatz hackt, ohne sie zu berühren: er hält einige mm davor ein. Selten stellen sich die ♀ im Flug, indem sie sich schwirfliegend gegen das anstürmende ♂ drehen, das abbiegt. — Manchmal gelingt es WG-♀, ein sichtlich zur Hetzkopula gestimmtes ♂ abzuhalten, indem sie es erst kurz fixieren, sich dann geplustert-indifferent abwenden und mit der Nahrungssuche (bzw. Nest-

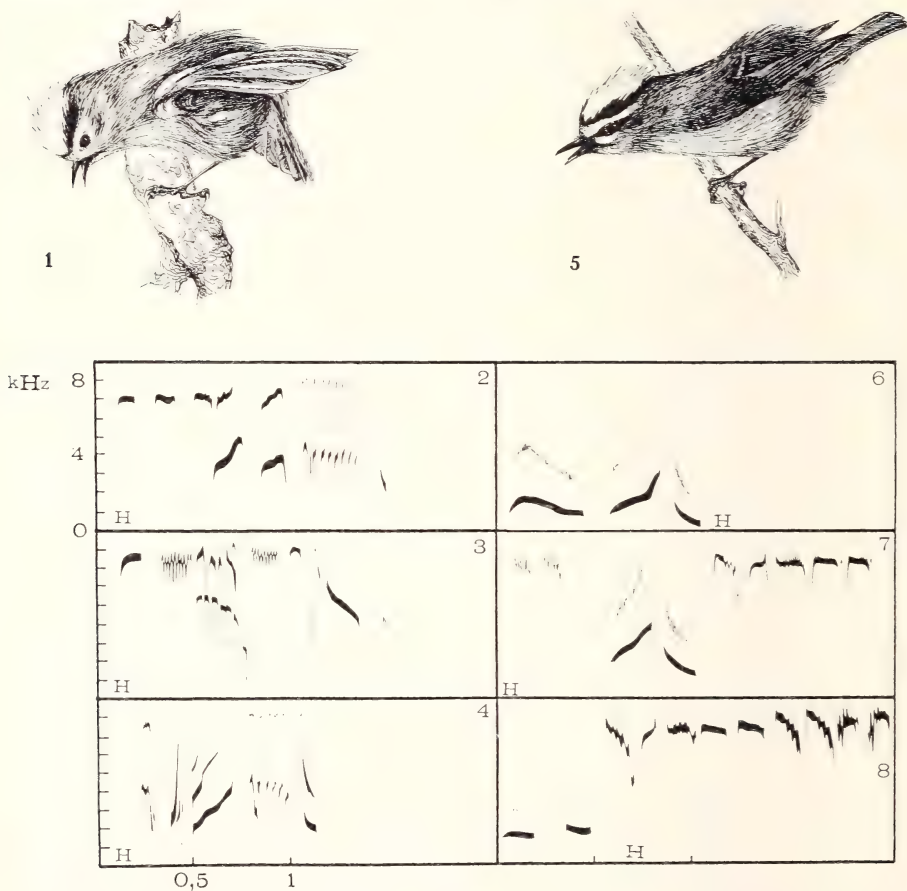


Abb 12/1—8: Hetzkopula (IV.3.3.1.). WG 1—4, SG 5—8. 1, 5: Vorwärts-imponierende ♂, beachte die verschiedene Schnabelposition. 2, 3, 4: „klare“ Erregungslaute (H). 6: H-Erregungslaut „Ei-Weiija“. 7, 8: verkürzte-gepreßte Erregungslaute mit „Weiija“.

bau) fortfahren. SG-♀ gelingt dies leichter, besonders zu Beginn der Polsterphase genügt ein einmaliges, „scharfes“ Anblicken.

Von einer Hetzkopula abgebrachte ♂ zeigen intensive Übersprungbewegungen: Putzen der Flügelinnenseite und Schnabelreiben. Oft wird nur mit offenem Schnabel knatternd über die Federkiele gestrichen. WG reiben den Schnabel wirklich ab, SG mit großen Achterschleifen ins Leere.

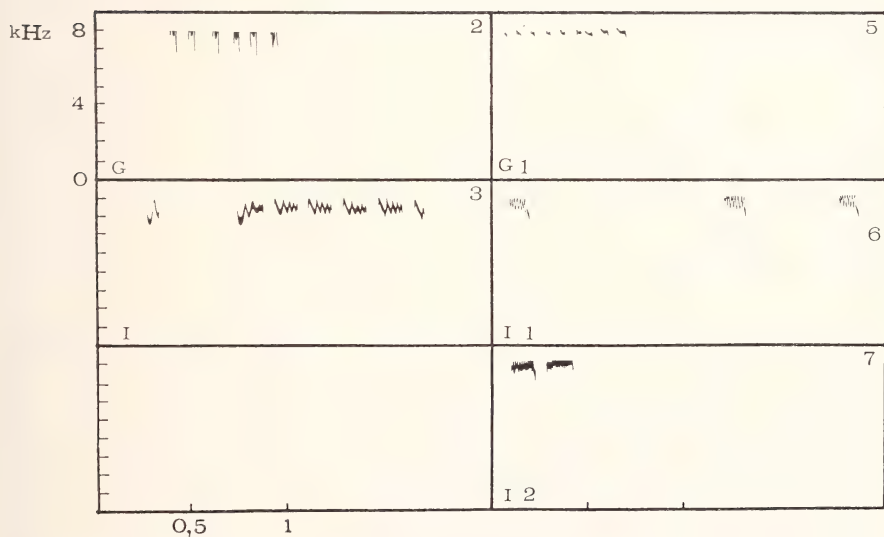


Abb. 13/1—7: ♀-Kopulationsaufforderung (IV.3.3.2.). WG 1—3, SG 4—7. 1, 4: auffordernde ♀. 2, 5: beschwichtigende G-Laute. 3, 6, 7: auffordernde I-Paarbindungs-laute.

Laute: Verkürzte-gepreßte Erregungslaute (H-Laut), Abb. 12/2—8, bei ♂. Die ♀ beschwichtigen (G-Laut, Abb. 11/2,3;8,9), überrumpelte ♀ warnen mitunter (N-Laut). — Unwillige SG-♀ rufen den I-Laut (Abb. 11/10—12). Abgewiesene ♂ singen übersteigerten Reviergesang, Alarmlaut-Reihen (N-Laut), im frühen Neststadium neststimmen sie am Nestplatz (J-Laut).

IV.3.3.2. ♀-Kopulationsaufforderung

Abb. 13, 14/2

Die ♀ fordern deutlich auf. Sie sitzen dabei geduckt mit durchgedrücktem Rücken, leicht abgewinkelten, im Schultergelenk etwas angehobenen Flügeln und gestelztem Schwanz (Abb. 13/1,4). Die Kloakenkranzfedern sind gesträubt, und die leuchtend rote Kloake ist sichtbar (wie bei der Alpenbraunelle *Prunella collaris*, Aichhorn 1968). WG sind völlig bewegungslos und tragen ihr Gefieder etwas lockerer als SG, SG zeigen leichtes Flügelvibrieren, das nur bei den letzten Eiern der 2. (3.) Brut manchmal ausfällt (Abb. 14/2).

Jeder Kopulationsaufforderung geht Augenkontakt voraus (auch beim Haussperling, Deckert 1969: 43; ebenso Stamm 1962 bei *Agapornis personata*, Koenig, L., 1973 bei der Zwergohreule, *Otus scops*), die Aufforderung wird zudem noch durch das Tragen von Federn unterstrichen. Auch gegen Ende der Legeperiode längst nicht mehr polsternde ♀ faßten dazu (helle) Federn. Die ♀ fordern meist im Nestbaum, doch nie in unmittelbarer Nestnähe (auch nicht in Volieren) auf.

Laute: SG-♀ beschwichtigen (G-Laut, Abb. 13/5), leise, Wg-♀ verhalten sich häufiger still (sonst ebenfalls G-Laute, Abb. 13/2). Unbeachtet bleibende ♀ schrien ihre Partner an (I-Laut, Abb. 13/3,6—7).

IV.3.3.3. Kopula

Abb. 14

Das ♂ fixiert aus ca. 30 cm Entfernung wie bei der Hetzkopula in „Vorwärts-Haltung“ mit weit offenem Schnabel und gesträubten Afterkranzfedern das ♀, startet und krallt sich an ihren Schultern fest, liegt flach auf ihrem Rücken, bis die Füße fassen. Dann richtet er sich steil auf, hält flügelschlagend Gleichgewicht und stellt zurückrutschend Kloakenkontakt her (Abb. 14/1,3—5). Nach ca. 4 sek stößt er sich rückwärts ab, das ♀ kippt oft vornüber und kehrt flügelschlagend mit einer Riesenwelle um den Ast auf ihren Sitz zurück, das Paar fällt, anders als bei den Hetzkopulae, nie zu Boden. ♀ beginnen nach flüchtiger Gefiederpflege mit der Nahrungssuche oder fordern weiter auf, ♂ sitzen stets einige sek ruhig-geplustert, bevor sie neuerlich „Vorwärts-Haltung“ einnehmen. WG kopu-

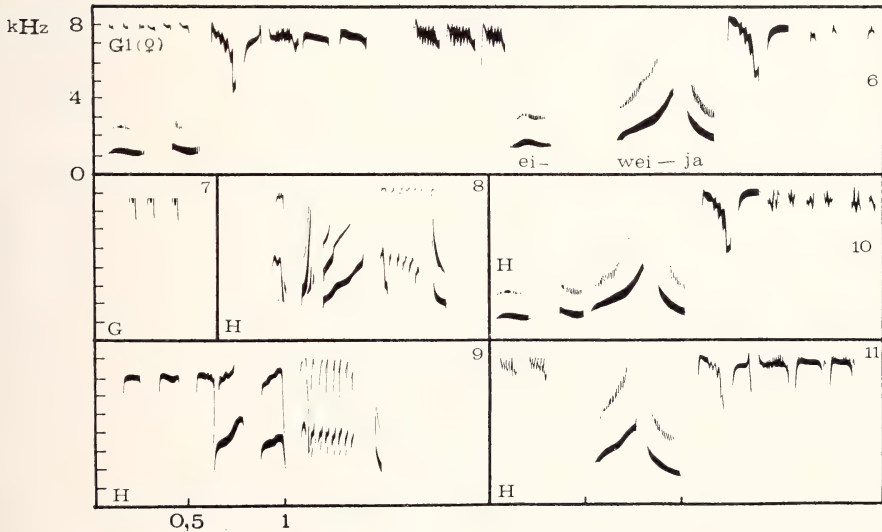


Abb. 14/1—11: Kopula (IV.3.3.3.). WG 7—9, SG 1—6, 10, 11. 1: SG-Kopula. 2—5: SG-Kopulationsverlauf; 2: ♀-Aufforderung, 3: ♂ in Vorwärts-Haltung, 4: sich festkrallend, 5=1. 6: begleitende Laute, vgl. Text, nur G-1 vom ♀. 7: G-Beschwichtigen (♀). 8, 9: H-Erregungslaute (klare Endschnörkel). 10, 11: verkürzte „Kopulationsstrophen“, bei 10 mit M-Bündellauten.

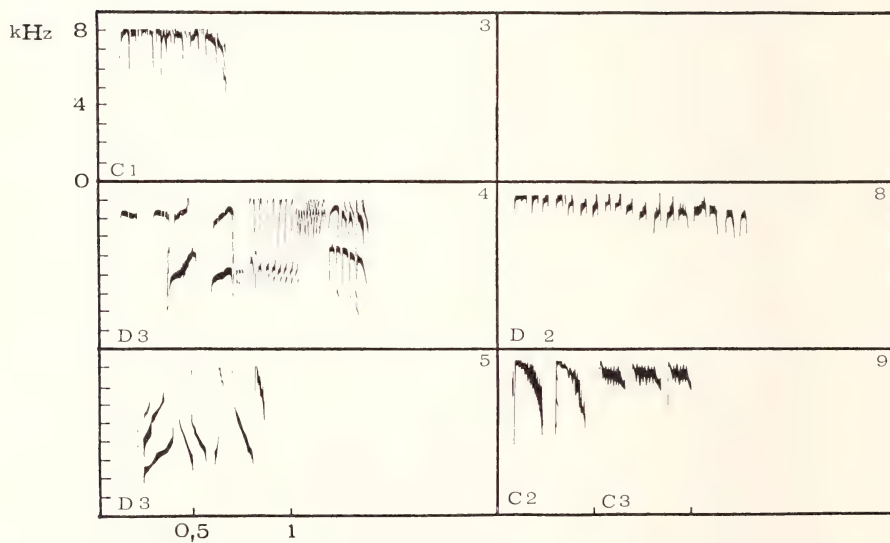


Abb. 15/1—9: Balztanzen (IV.3.3.4.). WG 1—5, SG 6—10. 1, 6: tanzende ♂. 2, 7: Bewegungsverlauf. 3, 9: C-Imponierlaute. 4, 5: D-Aggressionslaute. 8: aggressive Zick-Reihe (D-3).

lierten meist 1-, selten 2—3 mal, SG regelmäßig 2—3 mal. Die Paarungen fanden ca. 20 min nach dem Erwachen, dann wieder am späten Vormittag (9—11 h) statt, bei SG regelmäßig auch nochmals gegen 17 h.

Laute: WG rufen vor dem Start volltönende Erregungslaute (H-Laute, Abb. 14/8,9), Aufsprung und Kopula verlaufen lautlos, seltener mit J-(Neststimm-)Lauten. SG rufen Erregungslaute (H-Laute, Abb. 14/6): vor dem Start „Weija“, beim Auffliegen-Festkrallen schrilles Sirren, während des Kopulierens „Ei-Weija“. Beim Abflug erfolgen Bündellaute (M-Laut). — Gegen Ende einer Kopulationsserie wird diese „Strophe“ reduziert: Abb. 14/10,11.

IV.3.3.4. Balztanzen

Abb. 15

Zur Anpaarung und Brutzeit in Konfliktsituationen. WG- und SG-♂ umhüpfen krampfhaft-hochgereckt, mit maximalem Scheitel und angepreßtem Gefieder unter langsamem Flügel-Hochschlagen ihre ♀, stelzen und fächern ruckweise den Schwanz und kippen zwischendurch nach vorn (Abb. 15/1,2,6,7). SG zeigten dieses Verhalten, wenn sie in äußerster Rivalen-Kampfstimmung plötzlich ihr ♀ erblickten, WG brachten es nach einer aggressiv endenden Hetzkopula bei Erreichen des ♀. Ein ♂ „tanzte“ anfänglich so vor seinem auffordernden ♀, ohne es zu befiegen.

Laute: Die ♂ tanzen lautlos, nur selten mit Imponier- und sich überschlagenden Aggressionslauten (C-, D-Laute, Abb. 15/3—5,8—9).

IV.3.4. Neststimmen, Zusammenrücken

Abb. 16, 17

Die zwei Verhaltensweisen unterscheiden sich in ihrer Motivation wie im tages- und jahreszeitlichen Auftreten. Haltung und Laute sind ähnlich, auch das Ziel scheint dasselbe: ein Herbeilocken des bzw. ein Annähern an den Partner bzw. Kumpan mit Unterschreitung der Individualdistanz.

Neststimmen: leitet die Paarbildung ein. Neststimmende ♂ tragen das Gefieder locker, die Bauch- und Hinterrücken-Region geplustert. Der Scheitel ist verdeckt bis neutral, kann aber, wenn er vor dem aufrückenden ♀ abfliegt, gesträubt werden. Das WG-♂ fliegt häufiger den Ansatz, seltener die Spitze eines Fichtenkammastes von schräg/unten an und beginnt nach einigen kurzen Sprüngen darin vorzurücken. Er klammert sich kurz an jedes Seitenästchen und vollführt flügelvibrierend Drehbewegungen. Diese werden umso intensiver, je näher er dem erwählten Nistplatz kommt. Dort führt er sogar vollständige Drehungen aus, ohne mit dem Schwanz anzustoßen und ohne das Ästchen loszulassen („Kreisel“, „heli-

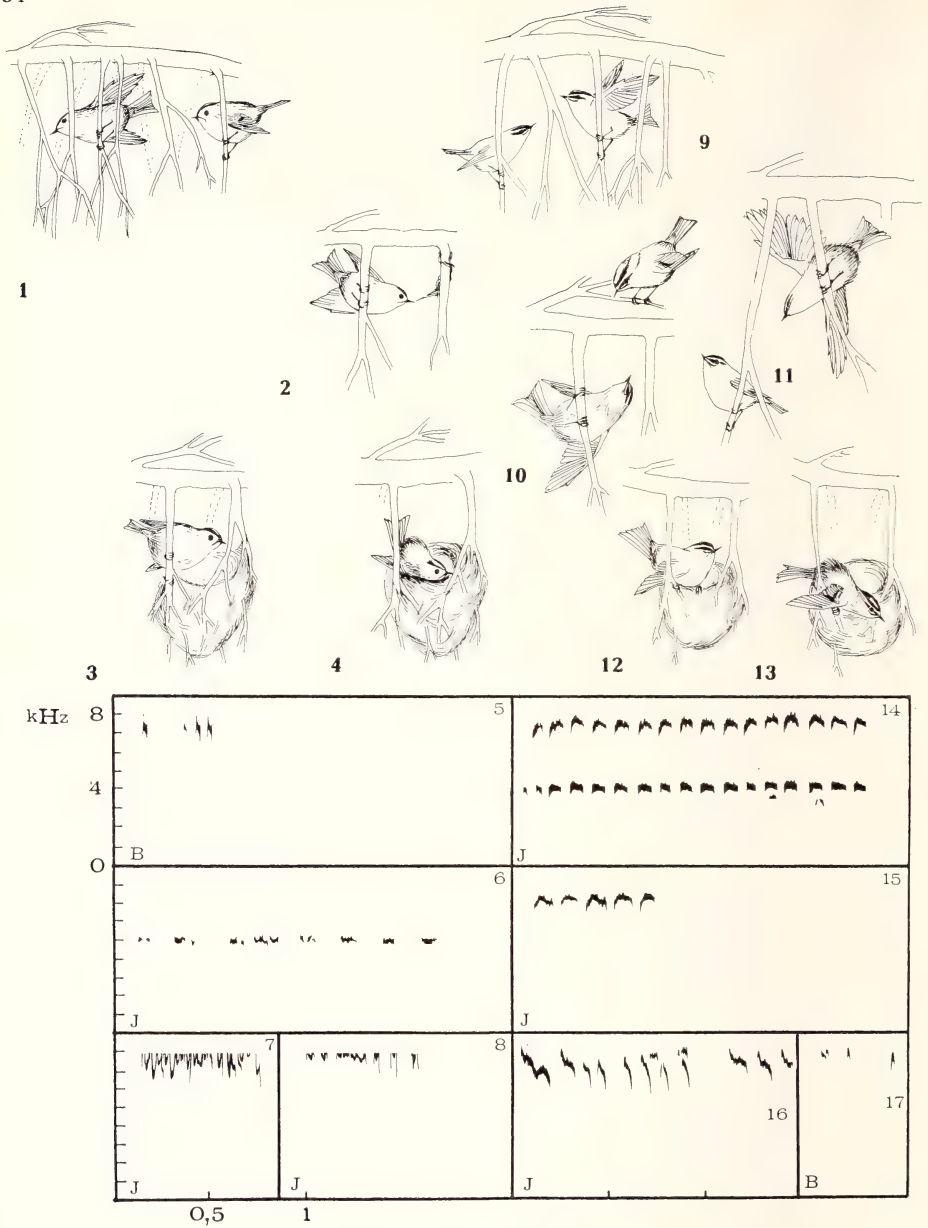


Abb. 16/1—17: Neststimmen (IV.3.4.). WG 1—8, SG 9—17. 1, 9: ♂♀ beim Vor-rücken im Nestast. 2, 10, 11: Kreiseln. 3, 4, 12, 13: Neststimmen am Rohbau (nie in der Mulde!). 5, 17: Distanzlaute. 6: ♂-Neststimmlaut J (halbe Bandgeschwindig-keit, vgl. Abb. 11/3). 7, 8: J-Neststimmlaute eines einjährigen ♀ mit „tiefer“ Stimme. 14: ♂-J-Laut (Untertöne!). 15: ♀-J-Laut. 16: erstes Neststimmen eines Jung-♂ (8 Monate).

cal movements" im Sinne Pokrovskayas 1968: 572). Gleichzeitig bringt er Abreibe-Bewegungen (Thaler 1976: 132), anfangs mit leerem Schnabel, später mit Moos- und Flechtenteilchen, mit Spinnstoff erst, wenn der Nestbau begonnen, das ♀ den Ort also akzeptiert hat (Abb. 16/1—4). Das ♀ verhält sich betont neutral (Beschwichtigungshaltung, Abb. 11/1), folgt dem zeigenden ♂ anfangs zögernd, „zufällig“ und nahrungssuchend, blickt es kurz an und fliegt ab, wird dabei gehetzt. Folgt sie öfter, so tut sie es immer direkter und näher aufgerückt, ignoriert dann auch eine Hetzkopula, flüchtet nicht weit und kehrt gleich zurück. Akzeptiert sie den Nistort, so kann sie ihrerseits das ♂ verdrängen, um kurz nestzustimmen. Dabei kuschelt sie sich geplustert an ein Seitenästchen und bringt angedeutete Dreh- und Abreibe-Bewegungen. Beim Abfliegen folgt eine Hetzkopula.

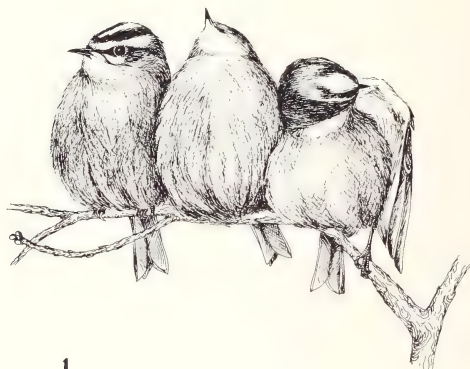
SG-♂ neststimmen temperamentvoller. Sie zeigen beim Kreiseln neben Flügelvibrieren ein hohes, langsames „Flügelrudern“ (Abb. 16/9), oft vermögen sie das abflugbereite ♀ umzustimmen, indem sie sich mit weitgebreitet vibrierenden Flügeln um den Ast drehen (Abb. 16/11). Sie vollführen dabei mit leerem Schnabel übertriebene Abreibe- und Wickelbewegungen, ohne den Ast zu berühren (Abb. 16/9—13). Haben SG-♀ den Nistort akzeptiert, vertreiben sie ihr ♂ nachdrücklich. Beginnen sie zu bauen, darf er am Nistort nicht mehr neststimmen.

Laute: Beim Einschlüpfen in den Ast rufen WG häufiger, SG seltener Distanzlaute (B-Laut, Abb. 16/5,17), am Nestplatz erfolgen Neststimmlaute (J-Laut, Abb. 16/6—8,14—16). WG-♀ im ersten Lebensjahr „schwirrten“ manchmal tiefer, ihre Laute ließen sich teilweise darstellen (Abb. 16/7—8). Sind SG-♂ sehr erregt, so begleitet eine Unterton-Reihe die hohen Laute mit metallisch klingendem Echo (Abb. 16/14), ihre ♀ brachten nur Obertöne. — Sind die ♀ desinteressiert, kann das Neststimmen minutenlang währen. Solche Lautreihen werden bei beiden Arten vielfach durch kurze Reviergesangs-Strophen abgeschlossen.

Zusammenrücken: Abb. 17. Die Mitglieder eines Schwarms, die Partner und eben ausgeflogene Geschwister rücken mit einem komplizierten Ritual auf Gefiederkontakt. Kontaktschlafgesellschaften bilden sich regelmäßig zur Zugzeit, unabhängig von der Temperatur. Herbstzugsschwärme schlafen so auch bei sommerlichen Abendtemperaturen (16—18°C) wenige Stunden bis zum nächtlichen Aufbruch. Überwinternde WG-Trupps übernachten bei Temperaturen unter 0°C oder starkem Schneefall und Wind auf Kontakt (Thaler 1973). Die Partner schlafen bis zur Eiablage fast immer auf Kontakt, nach dem Hudern WG anscheinend seltener als SG. Vollflügge Geschwister vollführen abends das gleiche Zeremoniell, tagsüber, wenn sie kurz zum Dösen zusammenrücken, nur selten. Verfrüht Ausgeflogene rücken auch abends ohne Umstände zusammen. SG sind (zu-

mindest nach Volierenbeobachtungen) kontaktfreudiger als WG; sie schlafen manchmal auch in der Refraktärphase (Winter) bei Zimmertemperatur auf Kontakt.

Kontaktschlafwillige Goldhähnchen beginnen an der Schlafstelle mit kleinen Seitwärts-Trippelschrittchen (ihre einzige Bewegung, bei der die Füße



1

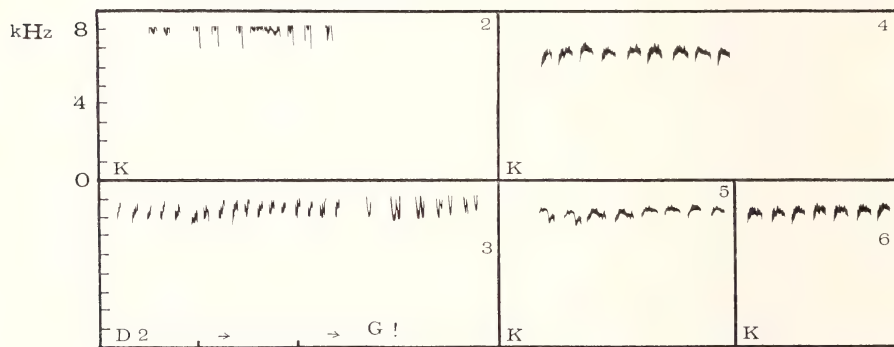


Abb. 17/1—6: Zusammenrücken (IV.3.4.). WG 2, 3, SG 1, 4—6. 1: zusammengerückte SG (Wegsehen, Kopf-Hoch, Flügelputzen). 2, 4—6: K-Zusammenrücklaute. 3: Wechsel von D-Aggressions- zu G-Beschwichtigungslauten.

asynchron versetzt werden!) hin und her zu rücken. Sie sind rund geplustert und zittern im Rhythmus des „Schwirrens“, nur der Kopf bleibt glatt, der Scheitel ist verdeckt. WG vollführen kleine Nick-Bewegungen, SG, besonders die Partner, bringen auch ein anscheinend ritualisiertes Putzen der Flügelinnenseite (Abb. 17/1, rechts), das ich bei WG nur an eben flüggen Geschwistern beobachtete. Dazwischen wird immer wieder abgeflogen und randlich aufgerückt, nicht in der Mitte eingeflogen. Aufrückende sehen deutlich weg (Abb. 17/1 links), zentral sitzende nehmen „Kopf-Hoch-Haltung“ ein (Abb. 17/1 Mitte) (gleich Schwanzmeisen, Riehm 1970). In großen Schlafgemeinschaften überwiegt generelles „Kopf Hoch“. Der Kontakt (Schlafstille) wird bei großen Schwärmen und warmem Wetter in ca. 20 min, bei Kälte in ca. 5 min erreicht. Einander noch unvertraute Partner brauchen ebenfalls lange, alte Paare rücken in Sekundenschnelle zusammen. Flüge Geschwister brauchen an ihrem ersten Abend außerhalb des Nestes 30 min und länger, in der Folge rücken sie in ca. 5 min, bei kaltem Wetter in Sekunden zusammen. — Zur Zugzeit können sich auch im Freiland gemischte Kontaktschlafgesellschaften bilden, in denen jeweils eine Art stark in der Minderheit ist (8 Beobachtungen, je 1—2 SG/WG unter > 10 der anderen Art).

Laute: Der Schlafbaum wird unter Flug- und Stimmfühlauten (A-Laute) angeflogen, am Schlafast folgen anfangs aggressive, dann zunehmend beschwichtigende „Zickreihen“ (D- und G-Laute) (Abb. 17/3) und Zusammenrücklaute (K-Laut, Abb. 17/2,4—6). Jungvögel „schwirren“ mit gedehnten Lauten und tiefer (Abb. 38/12, 39/13). Die Vögel verstummen schlagartig, sobald die endgültige Sitzordnung erreicht ist. Alte Paare rücken auch lautlos zusammen.

IV.3.5. Balzfüttern

Abb. 18

Nur bei SG, nicht bei WG. SG-♂ füttern die Partnerin während der Bebrütung. Sie beginnen damit meist, sobald das legende ♀ im Nest übernachtet, spätestens bei Brutbeginn. Anfangs wird stündlich, dann immer häufiger, am letzten Bruttag alle 10 min gefüttert. Er wählt dafür (anders als für Junge) nur große Beute, die er lange zubereitet und weit sichtbar in der äußersten Schnabelspitze transportiert. War in der Voliere nichts anderes vorhanden, trug er sogar einzelne Blattläuse in der Schnabelspitze (für die Jungen bestimmte werden immer im Schnabelgrund getragen). Vermutlich verhilft der Anblick der Beute, das in diesem Stadium sehr aggressive ♀ zu beschwichtigen. Die Übergabe erfolgt fast immer am Nestrand (n = 348), selten (n = 6) sperrte sie aus der Mulde das anfliegende ♂ mit halboffenem Schnabel an. Sie schlüpft rasch aus, nimmt das Beutetier mit schiefgehaltenem Kopf, geduckt, vorsichtig mit äußerster Schnabelspitze von unten her ab, vibriert oft mit

gesenkten Flügeln. Das ♂ übergibt hochbeinig aufgerecht „von oben“ mit krampfartig anmutendem Kopfsenken, oder hält die Beute starr geradeaus. Beide tragen glattes Gefieder und (besonders er) verdeckten Scheitel (Abb. 18/1).

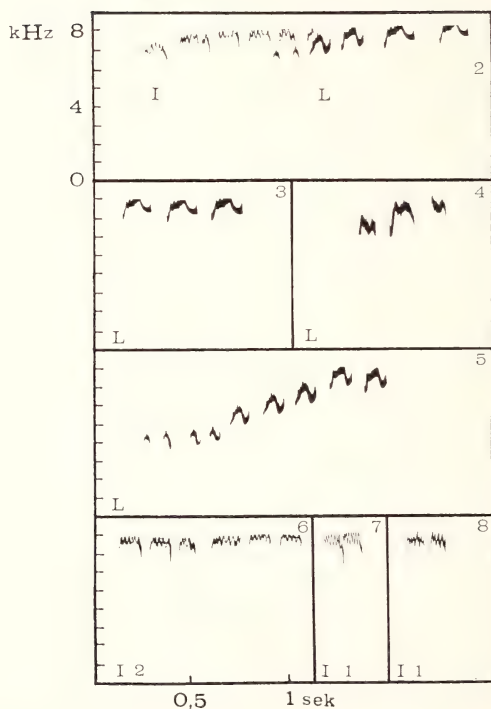


Abb. 18/1—8: Balzfüttern (IV.3.5.), SG. 1: Übergabe. 2: ♂-Balzfütterlaut (L), ♀-Paarbindungslaut (I). 3—5: L-Laute alter (3, 5) und von einjährigem ♂ (4). 6—8: I-Laute anderer ♀.

Laute: Das ♂ begleitet die Balzfütterung mit einem charakteristischen Balzfütterlaut (L-Laut, Abb. 18/2—5). Bei der Jungenfütterung wird er vom Bündellaut-M (Abb. 20/2,5,6) abgelöst, Junge werden nie unter L-Lauten versorgt! Anfliegende ♂ rufen unentwegt, bis sie den Nestbaum ($n = 18$) oder Nestast ($n = 1$) erreicht haben. Abnehmende ♀ rufen sehr leise den Paarbindungslaut (I-Laut, Abb. 18/6—8). Hingegen wird der Bündellaut von beiden Eltern nur bei der Nahrungssuche, nie beim Nestanflug gerufen.

IV.3.6. Erregungsflüge (sensu Blume 1962)

Goldhähnchen-♂ bringen zu Beginn der Reviergründung bis zur Nistplatzwahl, WG auch schon beim Heimzug, sogar an warmen Wintertagen auffallende Schauflüge. ♂ (♀ nur selten) vollführen während des Nestbaus, weniger in Brutpausen, wieder häufiger beim Jungen-Führen Zeigeflüge. Die Schauflüge gelten vermutlich weniger dem ♀ als etwaigen Rivalen. Zeigeflüge sind deutlich partner- bzw. jungen-orientiert und beabsichtigen eine Nachfolge-Reaktion.

Schauflüge: WG vollführen Spiral-, SG Sturzflüge. WG starten aus dem Wipfel einer hohen Fichte, um- bzw. durchrasen den Baum in wenigen Spiralwindungen bis zu den untersten Zweigen. Manchmal erfolgt nur ein wilder Zick-Zack-Flug entlang der freistehenden Baumseite. Das Hochfliegen geschieht im Normalflug und ist von Reviergesang begleitet. — SG vollführen rasende Sturzflüge, vom Wipfel in einer Geraden fast bis zum Boden, fangen sich mit gebreiteten Flügeln und kurven wieder etwas hoch. Die Flüge erinnern in ihrer Plötzlichkeit und Schnelle an die Abwärtsflucht vor einem Greifvogel. Schauflüge geschehen lautlos, ohne unmittelbaren Zusammenhang zum Nestbau. Fichten, von denen häufig Schauflüge gestartet wurden, standen oft sogar außerhalb des späteren Reviers! Im Herbst werden Schauflüge nur angedeutet und enden mit aggressivem Hetzen, es sind daran mehrere (2—5) Individuen beteiligt. In großen Volieren waren Spiralflüge die häufigste Todesursache der WG, die Vögel prallten an sonst gut bekannte Hindernisse. In kleinen Volieren konnten sie nur (ca. 5 min) unter Ausnützen der größten Flugstrecke hin und her rasen. Kein SG ist bei einem Sturzflug verunglückt.

Zeigeflüge: bei beiden Arten gleich. Der Flug erfolgt fast hüpfend in kurzen (ca. 30 cm) Bögen über geringe Distanz (meist 1 m bis höchstens 5 m). Auf einer Volierenstrecke von 1,7 m vollführten erregte ♂ 7—8 Bögen. Das zeigefliegende Goldhähnchen wirkt fast wie ein auf der Stelle auf- und abhüpfendes Gummibällchen. ♂ „zeigen“ die Nistäste, WG-♂ tragen, bevor die ♀ mitbauen, zeigefliegend Baumaterial zum Nistplatz. SG-♂

führen ihr bauendes ♀ zum Nest, in Volieren das brütende ♀ zur Futterstelle. WG- und SG-♀ provozieren mit Zeigeflügen eine Hetzkopula.

♂ rempeln ein desinteressiertes ♀ mitunter im Zeigeflug an und veranlassen es möglicherweise zu folgen („pouncing“, Nice 1943: 147, Curio 1959: 36). Zeigeflüge der Eltern ermuntern flügge Junge zum Ortswechsel, möglicherweise auch zum Verlassen des Nests. WG-Eltern führten so 9

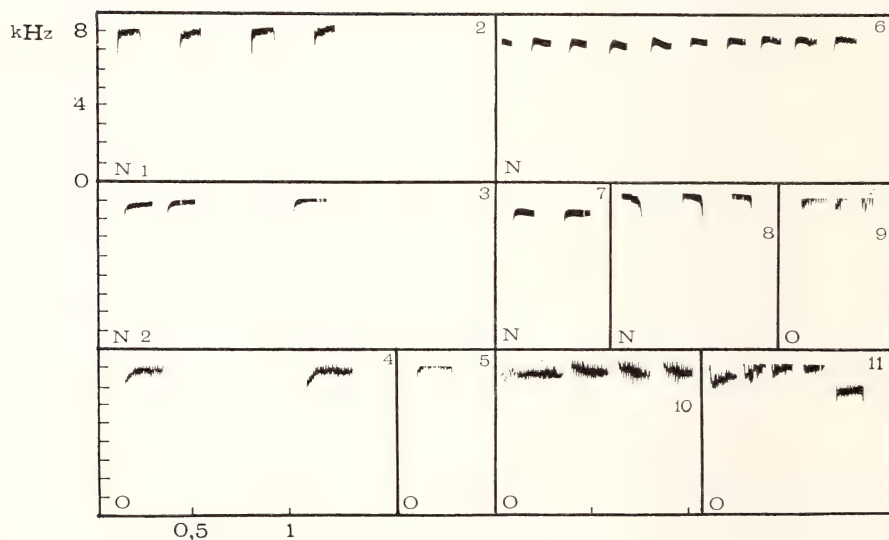
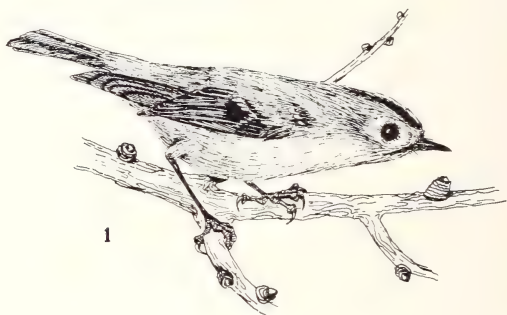


Abb. 19/1—11: Feindverhalten (IV.4.). WG 1—5, SG 6—11. 1: Einfrieren. 2, 3, 6—8: kurzer Alarm (N-Laute), verschiedene ♂. 4, 5, 9, 10, 11: langer Alarm (O-Laut), 11 von Jungvogel (tiefer Schlußlaut!).

vorzeitig Ausgeflogene vor einem Gewitter in Deckung, dasselbe versuchte ein SG-♀ in der Zimmervoliere.

Laute: leise Stimmföhl- (A), Bündel- (M) und I- Laute; der Zeigeflug verursacht lautes, einige Meter hörbares, „burrendes“ Fluggeräusch.

Aufforderungsflüge: nur wenige Beobachtungen. 1 Elter (Freiland) vollführte bei Gefahr (Eichhörnchen) einen Sturzflug auf gut flügge Junge und schwenkte unmittelbar über ihnen mit knatterndem Fluggeräusch ab, die Jungen „spritzten“ förmlich auseinander, in Deckung. Gleiches war in Volieren mit einer Sperber-Attrappe provozierbar.

IV.4. Feindverhalten

Abb. 19, 20

Bei Goldhähnchen sind intraspezifische Aggressionen häufig, interspezifische Aggressionen gegenüber der Zwillingsart kommen vor (Adams 1966, Becker 1976, Pontius 1960), andere Kleinvögel bleiben weitgehend unbehelligt. Ich beobachtete gelegentliche Auseinandersetzungen mit Tannenmeisen, seltener noch Hauben- und Weidenmeise. Derselbe Nestast kann anscheinend problemlos mit anderen Vögeln geteilt werden; auf den 21 Goldhähnchen-Nestästen brüteten noch Amsel ($n = 4$), Zeisig ($n = 1$), Gimpel ($n = 1$). — Brutfeinde werden nicht angegriffen, Greifvögel mit der allgemeinen Schreckreaktion kleiner Singvögel geflohen. Goldhähnchen kennen keinen Bodenfeind und scheinen außerhalb der Brutzeit Katze, Marder, Wiesel, Eichhörnchen zu ignorieren, sie baden neben trinkenden Rehen und fressen winters am Boden neben Wühl- und Hausmäusen (Frank 1955, eigene Beobachtung).

IV.4.1. Flugfeind

Entfernter Flugfeind:

Goldhähnchen-Paare des Ei- und späten Jungenstadiums achten intensiv auf hoch kreisende Greifvögel und Kolkraben. Zu dieser Zeit ist der Schwellenwert aller Feindreaktionen stark herabgesetzt (Curio 1959), sie beachten auch z. B. Krähen, Eichelhäher, Elster; Sportflugzeuge werden zu jeder Jahreszeit beargwöhnt. — WG beobachten hochaufgerichtet monokular unter häufigem Kopfschiefhalten, SG flach geduckt gegen den Feind gerichtet, sich langsam mit der Gefahr drehend (Abb. 20/1,4).

Laute: „kurzer Alarm“, N-Laut (Abb. 19/2—3,6—8), bei unverändert anhaltender Situation vergrößern sich die Intervalle.

Naher Flugfeind:

Ein fliegender/aufgebaumter Sperber oder Habicht ruft stärkste Schreckreaktionen hervor. Die Goldhähnchen frieren entweder sofort oder nach rascher Abwärts-Flucht ins Dickicht ein, in zufällig-beliebiger Stellung auf dem gerade erreichten Zweig. Ein „eingefrorenes“ Goldhähnchen sitzt flach-geduckt, das Körpergefieder eng angelegt, nur die hellen Augenringfedern gesträub, so daß die Augen groß aufgerissen wirken (Abb. 19/1). Besonders Jungvögel zeigen dazu langsame Bewegung der Nickhaut (etwa alle 2 sek).

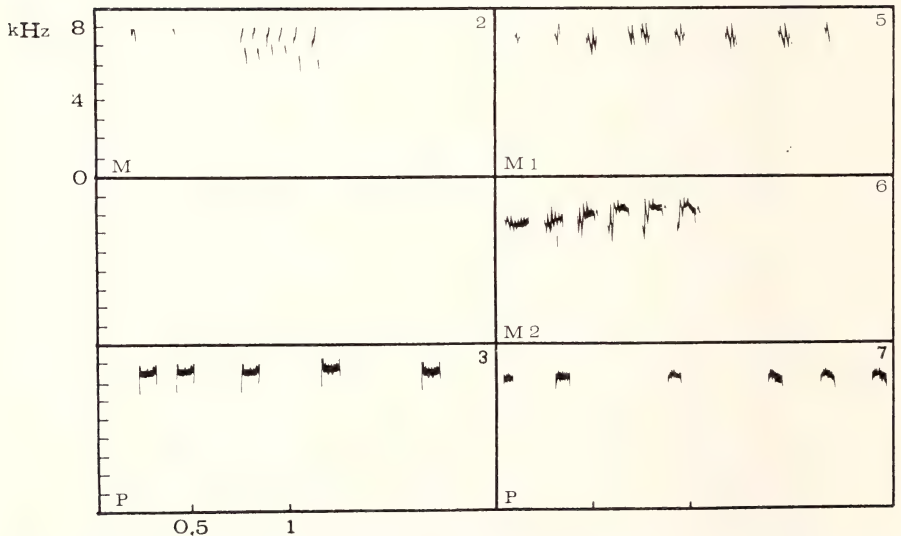


Abb. 20/1—7: Feindverhalten (IV.4.) und M-Bündellaute. WG 1—3, SG 4—7.
1, 4: Beobachten eines entfernten Flugfeindes. 3, 7: Hassen, 2, 5, 6: M-Bündellaute, bei 6 in großer Erregung.

In Volieren waren auf daumendicken Ästen sehr langsame Korrekturbewegungen in die Astrichtung, nicht gegen den Feind, zu beobachten. — Eben Flüge erstarrten am längsten, bis 10 min, wenn nicht vorher ein Elter unterbrach. Adulte beenden ihre Starre meist nach ca. 5 min, stets vor den mitbetroffenen Meisen. Auch plötzlich auftauchende Friedvögel (z. B. Ringeltaube, Wacholderdrossel) können stärkste Schreckreaktion hervorrufen, Haussperlinge (Deckert 1969) reagierten so gegenüber Schmetterlingen!

Laute: „langer Alarm“, O-Laut, Abb. 19/4—5,9—11. Der lange Alarm erfolgt auf der Flucht oder erst in Deckung, er geht nach Verschwinden des Feindes allmählich in „kurzen Alarm“ über.

IV.4.2. Nestfeind

Ein am Nest überraschter Elter flüchtet sofort. Im Ei- und frühen Jungenstadium können die Altvögel dann für ca. 20 min dem Nest fernbleiben, im späteren Jungenstadium kehren sie nach längstens 7 min zurück, entfernen sich manchmal überhaupt nicht und umhüpfen den Feind unter heftigem, synchronem, hohem Flügelzucken. Körpergefieder und Scheitel sind eng angelegt, WG hüpfen auf-ab-knicksend, SG flach vorwärtsgerichtet und stelzen manchmal ruckweise im Rhythmus des Flügelzuckens den Schwanz (Abb. 20/4). Ähnlich reagieren sie auf sitzende Eulen. Ein Verleiten des Nestfeindes durch Krank-, Lahmstellen konnte ich nie beobachten, das „Verleiten“ einer Tannenmeise bei Pontius (1960) möchte ich als „Vorwärts-Imponieren“ interpretieren.

Laute: Hassen, P-Laut, bei beiden Arten ähnlich (Abb. 20/3,7). Die Laute sind kurz und folgen in fast perlendem Rhythmus, oft vermischt mit Bündel- (M, Abb. 20/2,5,6) und Paarbindungs Lauten (I-Laut), in höchster Gefahr auch mit „langem Alarm“ (O-Laut). Fast flügge Junge können derart zu panikartiger Nestflucht veranlaßt werden.

IV.4.3. Angst-Reaktion

Vom Feind ergriffene WG stoßen rhythmisch grelle Angstschreie (Q-Laut, Abb. 1) aus, Gstader (mündl. Mitt.) hörte die Todesschreie eines vom Sperlingskauz geschlagenen WG. Im Japannetz gefangene schreien erst, wenn man sie aus den Maschen löst, und liegen dabei oft apathisch mit geschlossenen Augen in der Hand. — SG schreien in gleichen Situationen nur selten, sie fallen buchstäblich in Ohnmacht und liegen schlaff mit geschlossenen Augen und flacher Atmung in der Hand, sie erholen sich erst nach Minuten. Jungvögel rufen Angstschreie erst ab ihrem 22. Tag, davor ausgenommene verhalten sich still oder rufen Standortlaute (Abb. 38/9—11, 39/10,11).

V. REVIERVERHALTEN

V.1. Territoriale Verhältnisse

Goldhähnchen sind territorial. Die ♂ grenzen mit Reviergesang ein Revier ab und verteidigen es gegenüber dem artgleichen Rivalen (Becker 1976: 88), die Brutreviere der Zwillingarten können sich jedoch bei synoptischem Vorkommen überlappen und sogar decken. Im Revier findet die Paarbildung statt, die Partner halten sich während der ganzen Brutperiode darin auf und suchen selbst die Nahrung für eine Spätbrut innerhalb der Grenzen.

In den Beobachtungsgebieten um Innsbruck lagen 38 WG- und 12 SG-Revire in Fichten-dominiertem Nadelmischwald, 3WG-Revire in Buchen-Föhren-dominiertem Mischwald, 2 WG-Revire um Obergurgl in einem reinen Zirbelkiefern-Bestand. Als gemeinsames Merkmal der Fichten-Brutreviere ist hervorzuheben, daß Fichten die Ausbildung von Ästen des Kammtyps möglich war, die für Goldhähnchen die optimale Nistgelegenheit darstellen (Palmgren 1932, Thaler 1976). Die Revire grenzten an den Bestandesrand (Lichtungen, Schneisen, Wiese) oder enthielten eine starke Geländestufe, so daß eine Baumseite teilweise frei stand. Niedere Jungschonungen (Vegetationshöhe 1—2 m) wurden in das Brutrevier noch einbezogen.

In den Fichtenbeständen des Innsbrucker Mittelgebirges wies die Brutpopulation der Goldhähnchen 1968—74 starke Schwankungen auf, z. B. 4—19 Paare WG (1972, Beobachtungsgebiet 4) bzw. 1—4 Paare SG (1975, Beobachtungsgebiet 5) ³⁾ auf 10 Hektar. Unabhängig von der schwankenden Bestandsdichte war die Größe des Brutreviers ca. 10 Ar (WG, n = 12, SG, n = 6). Die Revire enthielten 16—22 hochstämmige (> 10 m) Fichten und eine stark wechselnde Zahl (3—37) anderer Bäume (Föhre, Lärche, Birke, Pappel u. a.), die Brutreviere um Obergurgl umfaßten 9 (1968) bzw. 13 (1969) hochstämmige Zirben. In allen Revieren stellten jedoch auch niedere Jungfichten (Schonungen, 1—2 m) bzw. in Obergurgl Jungzirben und Wacholder eine besonders von WG oft aufgesuchte ergiebige Nahrungsquelle dar.

Überraschend ist die geringe Ausdehnung der Brutreviere, die nur ca. 1/10 der im Schrifttum angegebenen Reviergrößen (0,5—2,5 ha, Übersicht bei Becker 1976: 91) betragen. Das mag methodisch bedingt sein, wie auch

³⁾ maximale Bestandsdichten von WG bzw. SG

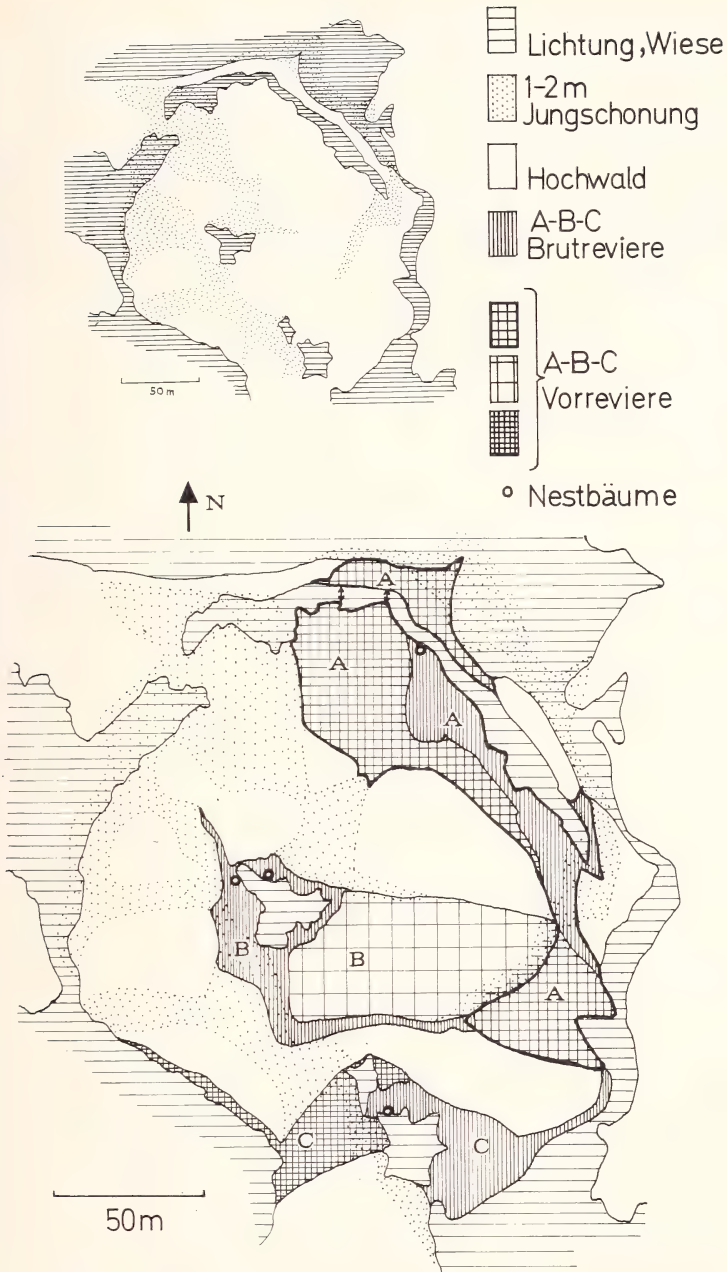


Abb. 21: 3 WG-Revire (A, B, C) im Beobachtungsgebiet 3 (Lanser Moor) 1968. Kartiert sind die Vorreviere, senkrecht schraffiert die Brutreviere dargestellt. Bei Paar B konnten beide Nester gefunden werden. — Oberhalb dasselbe Gebiet, verkleinert, nur mit Vegetations-Signaturen versehen.

Becker hervorhebt. Durch Tonbandattrappen überreizte ♂ lassen sich weit aus ihrem Revier herauslocken; ich habe daher Reviergrenze und -größe durch direkte Beobachtung ermittelt. In meinen Beobachtungsgebieten waren also wie bei Fouarge (1974) zwischen den Brutrevieren bis zu 50 m breite Streifen Niemandsland unbesetzt, auf den Reviergrenzen lastete anscheinend kein Druck, und Grenzstreitigkeiten wie z. B. bei Kleiber und Graumeisen (Löhl 1967 a, Ludescher 1973) fehlten. Zudem blieben zu Beginn der Brutzeit verlassene Reviere häufig unbesetzt oder wurden erst zu einem viel späteren Zeitpunkt wieder besiedelt (z. B. Revier-Auflassung am 21. Mai, Wiederbesatz am 12. Juli!). Ich konnte auch nie die Ausweitung eines Reviers auf Kosten eines verwaisten Nachbarterritoriums beobachten.

V.2. Reviergründung bei WG

Die Innsbrucker WG verhielten sich nicht wie Standvögel. Die Brutpopulation formierte sich nicht aus den im Gebiet überwinterten Goldhähnchen (Thaler 1973), die ♂ trafen Ende Februar bis Mitte Mai ein. Frühe Reviergründungen lassen sich oft kaum als solche erkennen, sind auch nicht stabil. Früh Zugewanderte schließen sich bei jedem Wettersturz noch nicht Wegzug-bereiten Überwinterern an und durchstreifen gemeinsam deren „Überwinterungsrevier“. Überwinterer, die an milden Tagen oft Balzhandlungen und Reviergesang bringen, und vom Zug erschöpfte Zuzügler, die den Großteil des Tages mit Nahrungssuche verbringen, sind kaum zu unterscheiden. — In 2 Jahren (1970, 1972) beobachtete ich in 2 Gebieten eine Lücke von 5 bzw. 7 Tagen zwischen Wegzug der Überwinterer und Ankunft der Brutvögel, 1972 bestand ein Winterschwarm zudem aus mehrjährigen, düster graugrünen WG, während die 5 Brutvögel das gelblichere Gefieder des ersten Lebensjahres zeigten.

Die Neuankömmlinge beginnen bei günstiger Witterung gleich nach der Ankunft mit stärkstem Reviergesang und durchstreifen singend das Gebiet. Sie beanspruchen ein großes Vorrevier, vollführen besonders am Vormittag Schauflüge (Spiralflüge). Mehrmals konnte ich im Grenzgebiet zweier Reviere ein gleichzeitiges Spiralfiegen beider nur ca. 10 m entfernten ♂ beobachten (18., 21. März, 15.—20. April). Vielleicht unterstützen die Schauflüge die Grenzmarkierung? — Das Vorrevier wird bald auf einem gleichbleibenden Wechsel abgeflogen und mindestens 4—7 Tage, aber auch 14 Tage und länger beibehalten, bis ein ♀ eintrifft bzw. bleibt. Während der Auseinandersetzung mit dem ♀ und der Wahl des Nistplatzes erfolgt innerhalb von 1—3 Tagen eine Verkleinerung des Vorreviers zum endgültigen Brutrevier, Abb. 21, 22. Es werden neue Reviergrenzen und neue Wechsel festgelegt. Die Einengung auf das Brutrevier kommt nicht durch die Einwirkung von Reviernachbarn zustande, sondern ist durch den

Neststandort bedingt und auch von der Entscheidung des ♀ abhängig (vgl. Seite 70). Sie geschah auch bei völlig isolierten Revieren (z. B. Obergurgl: dem Paar standen 20 ha zur Verfügung!). — Anhaltendes Winterwetter kann (z. B. 1974) brutlustige Paare noch nach Wahl des Nistplatzes, sogar nach Baubeginn zum Abzug bringen. Zwischen Mai und Juli beobachtete ich in 8 Fällen, daß Brutreviere auch ohne Vorrevier entstanden. Waren die Partner aus einem anderen Revier zugewandert? 2 ♂ verhielten sich nach Partner-Verlust verschieden: eines wanderte sofort ab (3. V.), ein anderes behielt sein Revier (2. VI.) und war nach 12 Tagen wieder verpaart.

Während der Brutzeit konnte ich nur 2 Junggesellen-Reviere auffinden. Beide erstreckten sich zum kleineren Teil im Niemandsland zwischen 2 Brutrevieren, sonst ins dichte Bestandesinnere, das als Brutrevier kaum attraktiv war. Sie wurden ca. 2 Monate (z. B. 28. V. — 4. VIII.) beibehalten; vgl. dagegen die „Junggesellen-Reviere“ beim Waldlaubsänger *Phylloscopus sibilatrix*, Herman (1971). Doch muß zu Beginn der Brutzeit die Zahl der Junggesellen beträchtlich sein. Das belegt eine Beobachtung aus dem Gebiet Vill/Grillhof, 2. III. 1972:

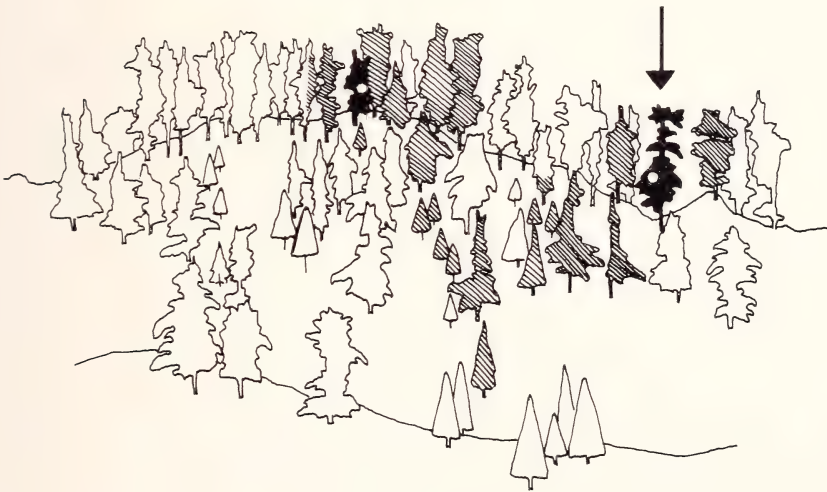


Abb. 22: WG-Revier im Beobachtungsgebiet 9 (Obergurgl, Zirbenwald) 1969. Leere Bäume Vorrevier; schraffiert Brutrevier; schwarz die Nestbäume, mit Pfeil hervorgehoben der Nestbaum der Zweitbrut, = 18 m. Weiße Kreise bezeichnen die Nestorte.

Ich fing von 3 markierten, verpaarten ♂ den Inhaber des mittleren Brutreviers um 13.10 h und verwahrte ihn bis 13.25 h als Lockvogel in einem Leinensäckchen, um auch sein ♀ zu markieren. Schon um 13.18 h ertönte kurzer Reviergesang, den der Gefangene mit Erregungslauten beantwortete. Als ich ihn freiließ, stürzte sich ein nicht markiertes ♂ auf den desorientierten Revierinhaber und vertrieb ihn unter Aggressionslauten. Dieses am nächsten Tag markierte ♂ behielt Revier und ♀ (unmarkiert!), seinen Vorgänger fand ich am 16. III. in einem neuen Revier in ca. 300 m Entfernung.

WG behalten ihr Brutrevier für eine Nachbrut oder Zweitbrut bei und lösen es erst spät auf, Ende Juli/August, wenn die letzte Brut selbständig ist und die Eltern die Jahresmauser fast abgeschlossen haben. Doch gibt es ab Juli kaum territoriale Auseinandersetzungen: fremde WG, besonders die mausernden Jungvögel früherer Bruten, können dort unbehelligt Nahrung suchen. Während dieser ganzen Zeit behalten die Partner ihre „Wechsel“ starr bei (wie z. B. auch Koenigs Bartmeisen *Panurus biarmicus*, 1951: 269). Ein ♂ verlegte seinen durch ein Fangnetz gesperrten Flugweg erst am 3. Tag!

Es ist erstaunlich, daß verschiedene WG-Paare in mehreren Folgejahren (z. B. Lanser Moor 1969, 1970, 1973) Reviergrenzen und Wechsel fast „metergenau“ beibehielten. Ähnliches fand ich auch bei Winterrevieren (Thaler 1973). Zu klären ist, welche Geländemarken dabei von Bedeutung sind.

V.3. Reviergründung bei SG

SG überwintern in Nordtirol nicht, Erstbeobachtungen singender ♂ gelangen 1968–74 zwischen 26. III. und 4. V. (Gstader 1973). Diese bedeuten zumeist eine Durchzugperiode wechselnder und wetterabhängiger Dauer, ♂ mit schwachem Territorialverhalten (Pluster-Imponieren, Reviergesangstrophe I) ohne Aggressivität sind nach wenigen Tagen wieder verschwunden. Die früheste Reviergründung beobachtete ich am 11. IV. (milder Frühling 1972), die späteste am 3. VII. (Bruterfolg, flügge Junge am 17. VIII.) Wie bei WG kommt es zur Bildung von „Wechseln“ und Schauflügen (Sturzflügen) an den Grenzen des Vorreviers. Die ♀ erscheinen rascher als bei WG im ♂-Revier, einmal am Abend des Tages der Reviergründung, 16-mal am Folgetag, 4-mal nach 3–4 Tagen. Die Verkleinerung des Vorreviers zum Brutrevier findet deshalb rascher statt, ein vormittags noch großräumig territoriales ♂ sang am Nachmittag nur mehr 18 Fichten ab (2. V. 1974). Nach ♀-Verlust am 6. V. behielt ein ♂ sein Revier 11 Tage bis zur Wiederverpaarung am 18. V., verschob es dann um ca. 30 m weiter nach Westen. Ein reines Junggesellenrevier habe ich nicht gefunden. — Die

Brutreviere werden wie bei WG erst im VIII aufgelöst, die SG scheinen unmittelbar darauf wegzuziehen. Dreimal verließen SG nach Verlust einer Nach- bzw. Spätbrut ihr Revier, obwohl sie sich noch in Vollmauser befanden (11. VII., 28. VII., 2. VIII.).

V.4. Paarbildung (WG, SG)

Bei der Ankunft des ♀ stellt das ♂ schlagartig für einige Stunden (bis zu 2 Tagen) den Reviergesang ein. Das ♀ wird anfangs wie ein Rivale mit stürmischen Angriffsflügen unter Aggressionslauten verfolgt und gehetzt. Manche WG ♂ scheinen sich erst allmählich an die Gegenwart eines ♀ zu gewöhnen und vertreiben es zunächst aus dem Revier, worauf sie sofort wieder Reviergesang anstimmen. So vertrieb ein WG-♂ (Natters-Süd) an 3 Folgetagen ein (dasselbe?) ♀ nachdrücklich mit Wutlauten (D-Laute), er verkrallte sich in ihr Gefieder und riß „Büschel“ von Rückenfedern aus, daß diese das Revier für je 2—5 Stunden mied. Erst am 4. Tag duldete er ein (dasselbe?) ♀. — WG hetzen andauernd und intensiv, SG viel seltener und stets nur über kurze Distanzen. Erreichen SG das ♀, verfallen beide in das intensive Pluster-Imponieren (IV.3.1.2), wobei sich die Partner ohne Tätlichkeiten sozusagen „kennenlernen“.

Kann sich das ♀ im Revier orientieren, flüchtet sie nicht mehr weiträumig, sondern schwenkt kurzbogig ab, trachtet, einen Ast zwischen sich und das ♂ zu bringen. Es beschwichtigt auffallend (IV.3.2, hastige Nahrungssuche, indifferentes Verhalten). Die Verfolgungen verlieren an Aggressivität und werden von den „Hetzkopulae“ (IV.3.3.1) abgelöst.

Für gekäfigte WG war die Anpaarungsphase die verlustreichste Periode. Von 17 ♀ wurden 2 vom ♂ getötet, 2 schwer verletzt, 6 durch andauernden Terror so verschüchtert, daß es weder zu Anpaarung noch zu Nestbau kam. Selbst die Freivoliere bot trotz besserer Versteckmöglichkeiten noch zu wenig Gelegenheit zum Ausweichen. Dagegen gelang bei den SG die Anpaarung unter harmlosen Auseinandersetzungen stets ohne Schwierigkeiten.

V.5. Wahl des Nistplatzes (WG, SG)

♂ zeigen schon im Vorrevier angedeutetes Neststimmen (IV.3.4.), dem oft Schauflüge (IV.3.6.) folgen. Hat ein ♂ das ♀ akzeptiert, so neststimmt er fast pausenlos. Er fliegt im Zeigeflug von Ast zu Ast, zeigt sogar flache, zum Nestbau ganz ungeeignete Zweige (auch in Volieren werden zunächst zum Bau ungeeignete Winkel ohne Aufhängemöglichkeit angeboten). Später beschränkt er sich auf wenige potentielle Nestbäume mit Kammästen guter Obendeckung. — Dazu ein Protokoll-Auszug, 22. April 1968: WG-♂ zeigt dem am Vortag angekommenen ♀ zwischen 9.15—11.05 h 94-mal

Äste an 7 Fichten an, 1-mal die beflechtete Astgabel einer Lärche. Es werden nur 5 Äste mehrfach (8—11-mal) angezeigt. — 24. April: ♂ neststimmt von 7.40—8.30 h 82-mal, beschränkt sich dabei auf 4 Äste zweier benachbarter Fichten.

Doch haben die ♂ nur die Vorwahl, den endgültigen „Bauplatz“ bestimmt das ♀ (wie z. B. auch beim Gimpel, Nicolai 1956: 106). In Volieren gelang es WG- und SG-♀, ihre ♂ zu neuem Baubeginn an anderer Stelle umzustimmen, wenn sich bautechnische Schwierigkeiten ergaben. Doch bauten sie erst koordiniert, wenn die ♂ dort neststimmten. — Über den Nestbau unterrichtet Thaler (1976).

VI. FORTPFLANZUNG

VI.1. Gelege, Legeperiode

VI.1.1. Eimaße, Gelege-Größe

Meine Volieren- und Freilanddaten entsprechen den Angaben der Handbücher (Niethammer 1937: 250, 252; Glutz v. Blotzheim 1962: 488, 490; Witherby et al. 1938: 317, 319; Haartmann 1969: 118). Die folgende Zusammenstellung enthält ergänzend auch Eigewichte:

Tabelle 1: Eimaße und -gewichte; gewogen wurden frische oder wenig bebrütete Eier.

	WG-Freiland n = 11 4 Gelege, 4 ♀	WG-Volieren n = 56 6 Gelege, 5 ♀	SG-Volieren n = 45 6 Gelege, 2 ♀
Maße (mm):			
$\bar{x}$	13,8 x 10,6	13,4 x 10,5	13,8 x 10,5
min.	12,8 x 09,9	12,0 x 10,3 12,9 x 09,7	13,0 x 10,1
max.	14,1 x 10,7 13,3 x 10,9	14,5 x 10,8 14,0 x 10,9	14,4 x 10,8
Gewicht (mg):			
$\bar{x}$	683	714	692
min.	600	610	500
max.	730	790	750

WG- und SG-Eier unterscheiden sich nicht nach ihren Dimensionen, wohl aber in Farbe und Zeichnung. WG besitzen auf weißlichem Grunde graugewölkte, SG auf rötlichem Grund rötlichbraun gesprenkelte Eier (ausführliche Differenzierung bei Niethammer 1937 und Witherby 1938).

Bei sämtlichen Volieren-Gelegen ist das erste Ei das kleinste. Es war bei einem WG 1mal unbefruchtet, sonst schlüpfte auch aus dem kleinsten Erst-Ei ein normalentwickeltes Junges. — Bei einem SG (Voliere) blieb die Gelegegröße in 2 Brutperioden (1971/72) konstant (9/8/7; 9/8), 1 WG (1974) produzierte bei seinem 1. und 2. Gelege je 12 Eier.

Tabelle 2: Gelegegrößen. Die Eizahl (Mindestzahl) bei Freilandnestern nach der Zahl der ausgeflogenen Jungen; nur 4 WG-Nester wurden im Ei-Stadium kontrolliert (Eizahl 8, 9, 9, 11).

Eizahl	6	7	8	9	10	11	12
WG Freiland	2	1	3	3	1	3	1?
Volieren	—	1	2	1	—	—	2
SG Freiland	—	—	1	3	1	—	—
Volieren	—	2	2	3	—	—	—

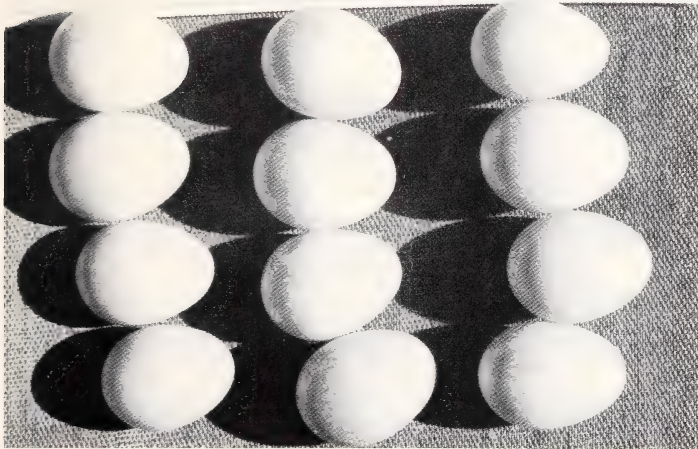


Foto 4: Wintergoldhähnchen-Gelege

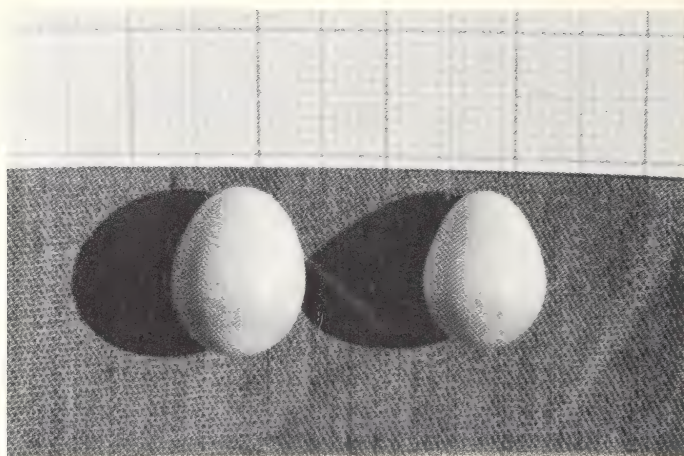


Foto 5: Wintergoldhähnchen: Variationsbreite innerhalb eines Geleges

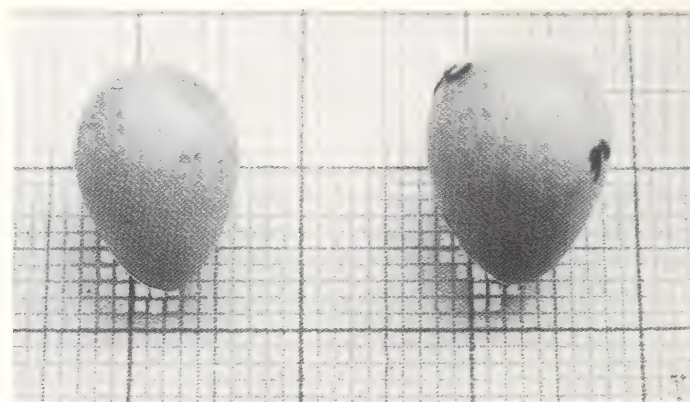


Foto 6: Sommergoldhähnchen: Variationsbreite innerhalb eines Geleges

VI.1.2. Legebeginn, Kopula

Im Freiland sind Gelege von Anfang April bis Ende Juli (August) anzutreffen (Niethammer 1937, Palmgren 1934, Haftorn 1945, Glutz v. Blotzheim 1962). Bei den Spätbeobachtungen handelt es sich wohl um Zweit- bzw. Nachgelege.

In meinen Volieren fiel der früheste Legebeginn bei Erstgelegen auf den 9. III. (SG) bzw. 24. IV. (WG), der späteste auf den 25. V. (WG); späterster Legebeginn bei Nachgelegen war am 18. VI. (WG, 2. Gelege) bzw. 9. VI. (SG, 3. Gelege). Es legten alle ♀, die ihr Nest gepolstert hatten, aber keines, das beim Rohbau steckenblieb (vgl. Thaler 1976). Wann setzt das Wachstum der Oozyten ein? 2 ♀, die während der Anlage des Nestgerüsts bzw. bei der Anfertigung des Rohbaus verunglückten, wiesen „griesförmige“ (< 1 mm) bzw. winzige (1 mm — 3 mm) Eizellen auf. Die Reifung der Oozyten scheint erst in der Polsterphase (5—10 Tage) zu erfolgen, zu deren Ende der Nahrungsbedarf sprunghaft steigt (vgl. Abb. 24).

Die WG- und SG-♂ versuchen schon in der Polsterphase zu befliegen (Hetzkopula), vgl. IV.3.3.3., werden aber abgewehrt. Erste Kopulationsaufforderungen der ♀ erfolgen frühestens 3 (SG, Erstbrut 1971), sonst 1—2 Tage vor dem ersten Ei. Bei WG konnte ich insgesamt 15 Kopulae, 14 zwischen 6 und 11 h, eine um 17.38 h, beobachten. SG kopulierten ungleich häufiger: in ca. 30 min Abstand, meist 2—3-mal hintereinander, besonders zwischen 6 und 11, 17 und 19 h. Nach dem 1. Ei werden die ♂ wieder energisch abgewehrt. Die ♀ fordern erst nach Ablage des 5.—6. Eis erneut auf. — Kopulationswillige ♀ tragen sich desinteressierten ♂ hartnäckig an: WG-♀ verfolgten z.B. mausernde ♂ mit „sree“-Lauten (vgl. IV.1.1.) und forderten jeweils wenige cm vor ihnen auf, blieben so ständig im ♂-Gesichtsfeld. Derart „erzwang“ ein ♀ nach 38 vergeblichen Aufforderungen 2 Kopulae.

VI.1.3. Legeabstand, Zeitpunkt des Legens, Eiablage

Die ♀ legten täglich, die Ablage erfolgte am frühen Morgen. Im Nest übernachtende ♀ verließen dieses erst nach dem Legen: 4 WG zwischen 5.29 und 6.27 h (n = 28; 25. IV. — 28. VI.), 2 SG zwischen 6.08 und 7.11 h (n = 23; 9. III. — 17. V.). 2 WG, 1 SG übernachteten bei Legebeginn noch außerhalb des Nestes und fraßen und tranken nach dem Erwachen (ohne Kot abzusetzen), bis sie nach 10—40 min einflogen (5 Beobachtungen); der anschließende Legeaufenthalt dauerte 9—26 min. — Die ♀ kuschelten sich dabei mit lockerem Gefieder tief ein, den Schnabel der Nestwand angelegt. Dann drückten sie sich 4—5 min mit glatt angelegtem Gefieder; sichtbar war nur die Schwanzspitze, die in ca. 10-sek-Rhythmus leicht zitternd gestelzt

wurde. Ein WG hechelte dabei, die SG hielten den Schnabel stets geschlossen. Danach hoben die ♀ den Kopf, sträubten 5—6 sek die Scheitelfedern, SG ließen dabei ein sehr leises, weiches „ssii“ hören (das ich bei keinem WG vernahm). Das Scheitelsträuben markiert m. E. den Ei-Austritt. Danach kuschelten sich die ♀ mit lockerem Gefieder und angelegtem Scheitel wieder ein und „ruhten“: manchmal war der Kopf im Rücken Gefieder geborgen, manchmal erfolgte auch Gefiederpflege. Zwischen Ssii-Laut und Nestverlassen vergingen bei noch nicht brütenden ♀ 3—8, einmal 24 min, beim letzten Ei 34 min (6 Beobachtungen). Erst dann wurde Kot abgesetzt.

VI.1.4. Verhalten

Nicht mausernde ♂ lassen ihre ♀ während der ganzen Legeperiode nicht aus den Augen. Sie begleiten also ständig, folgen den ♀ beim Bündeln von Federn oder Schneckensuchen sogar auf den Boden nach. SG-♂ begannen ab dem 4.—5. Ei mit dem Balzfüttern (vgl. IV.3.5.).

Alle ♀ flogen in den Vormittagsstunden so wenig, daß eine Eiträchtigkeit nicht erkennbar war. Doch war das Flügelzucken verlangsamt, etwa 1-mal in 12 (WG) bzw. 8 (SG) sek. Sie zuckten jedoch bei Aufregung (z. B. ♂-Alarm) gleich oft wie vor dem Legen, ca. 4-mal/sek. Ab Mittag wurden die ♀ behäbiger. Sie vermieden Abwärtssprünge: wenn sie die Distanz nicht kletternd überwinden konnten, schwirrflogen sie auch kürzeste, sonst mühelos im Sprung bewältigte Strecken. Ein WG hatte in der Freivoliere bis zu 12 m Flugstrecke, die sie vormittags mit gewohntem, kurzbogigem Flug zurücklegte. Ab Mittag flog sie geradlinig mit hörbarem Fluggeräusch.

Die ♀ tragen während der Legeperiode ihr Gefieder locker und den Schwanz etwas gestelzt, winkeln ab Mittag die Flügel leicht ab und plustern die Hinterrücken-Hinterbauchregion. Zugleich ist die Kloake stark angeschwollen, tritt aber jedesmal nach der Eiablage wieder zurück. Dazu eine Freiland-Beobachtung: das WG bündelte am 20. VI., 16.48 h, „behäbig“ geplustert, mit abgestellten Flügeln hüpfend, am Boden Federn und trug mit „burrendem“, geradlinigem Flug hoch.

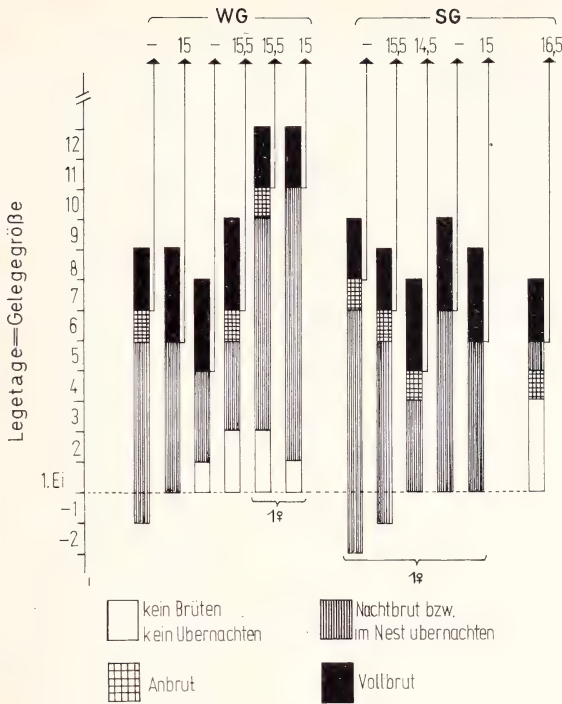


Abb. 23: Verhalten während der Eiablage bei Volierenbruten: Nachtbebrütung, Anbrut, Vollbrut und Schlupftermine. Die Blockhöhe bedeutet Legetage (bzw. Gelegegröße, 7—12).

Meine ♀ übernachteten in der Legeperiode verschieden, manchmal schon vor der Eiablage, manchmal mit dem 1. Ei, manchmal beim 2.—5. Ei im Nest (Abb. 23). Im Nest schlafende ♀ kuscheln sich tief ein, bedecken die Eier also wie beim Brüten. Dieses „Nachtbrüten“ ist wohl zusammen mit der Lage des eigentlichen Brutbeginns die Ursache für den variablen Schlupftermin.

VI.1.5. Nahrung

VI.1.5.1. Gehäuseschnecken

Sie treten im Nahrungsspektrum der Goldhähnchen außerhalb der Brutperiode nicht auf (z. B. Palmgren 1932, p. 72, 58 ff.), bleiben auch in Volieren unbeachtet. Doch 1 Tag vor Legebeginn bis zum letzten Ei werden Schnecken jeder gerade noch schlinggerechten Größe, selbst noch am späten Abend, verschluckt; sie sind für legende ♀ unbedingt notwendig (Linsenmair 1962). Ein WG, das ständig Futterkalk und zerkleinerte Eischalen zu

sich nahm, legte nach 7-tägiger Eiträchtigkeit (!) ein normalschaliges Ei und verstarb nach Ablage eines 2., weichschaligen, es lag also eindeutig Kalkmangel vor.

Beim Schneckensuchen ändert sich das Suchverhalten: Bodenstreu, abgenadelte Äste, Rindenstücke, die Holzleisten der Volieren werden kontrolliert, die ♀ bewegen sich „meisenartig langsam“ und fixieren monokular mit ständigem Kopfwenden in Spalten und Winkel. Größtes Interesse gilt sonst nie beobachteten Objekten: den braunglänzenden, kugeligen *Lecanium*-Schildern, Knospenhüllen, Harzklümpchen, glänzenden Käfer-Elytren, sogar rundlichen Kotstückchen. Letztere werden kaum angepickt, die übrigen Objekte aber mit seitlichen Schnabelhieben gelöst, manchmal verschluckt, aber wieder ausgewürgt. Gehäuseschnecken bis zu 4 mm Durchmesser werden sofort verschlungen, größere (bis 7 mm) „totgeschlagen“, Schalensplitter dann sorgsam vom Weichkörper gelöst und geschluckt. Ich konnte den ♀ kleine, bräunliche Gehäuseschnecken aus Klopffängen bieten: von Laubsträuchern *Zenobiella umbrosa*, von Fichten *Cochlodina laminata*, *Discus rotundatus*, *Iphigene plicatula* und *Trichia unidentata*, daneben auch subfossiles Schwemmaterial. Lebende, kugelige Schnecken (*Discus*, *Trichia*, *Zenobiella*) wurden bevorzugt. Der Schneckenbedarf war zwischen dem 4. und vorletzten Ei am größten und betrug maximal 2,6 g (WG) bzw. 2,4 g (SG) Schwemmaterial pro Tag. 4 ♀, die nur Schwemmaterial erhielten, tranken dabei stündlich, 2 ♀, die nur lebende Schnecken annahmen, tranken höchstens morgens einmal. Das Suchverhalten war auch im Freiland zu beobachten: 1 WG suchte am 17. IV. minutenlang Föhren- und Fichtenborke der untersten Stammbereiche, sogar Wurzeln ab. Dabei bewegte es sich „langsam“ und verschlang ab und zu größere runde Objekte, die es zuvor heftig gegen die Unterlage schlug.

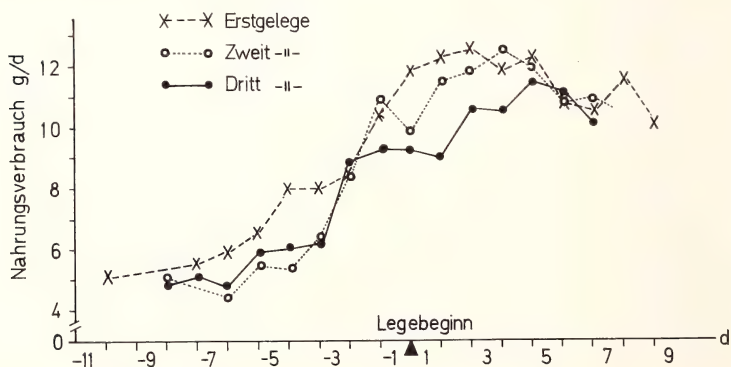


Abb. 24: Nahrungsverbrauch des SG-♀ während der Legeperiode. — Abszisse: Tage vor bzw. nach Legebeginn (= schwarzes Dreieck), Ordinate: Nahrungskonsument/Tag (g.) — 1 Erst-, 2 Zweit-, 3 Drittgelege (9/8/7 Eier).

VI.1.5.2. Nahrungsbedarf, Eibildung

Methode: Ein SG-♀ erhielt auf einem freihängenden Futterbrettchen, das das ♂ nicht anzufliegen wagte, Lebendfutter und suchte die gewohnte Boden-Futterstelle (Ameisenpuppen) nicht mehr auf. Derart wurde ihr Nahrungsquantum von der angehenden Polsterphase bis zum Ende der Brut ermittelt. Sie nahm zudem „Leckerbissen“ auf einem an einer Federwaage hängenden Styropor-Schiffchen und konnte so während des Legens wenigstens 4-mal täglich gewogen werden. Abb. 24 zeigt das Ansteigen der Nahrungsmenge 5—3 Tage vor Legebeginn bis zum Doppelten des Normalverbrauchs.

Der Speisezettel sei an folgendem Beispiel geschildert: 13. V. 1971, 4. Tag der Eiablage, insgesamt 10.580 mg (126 Heimchen, 2.500 mg; 25 Lycosiden, 1.850 mg; 48 Wachsmottenraupen, 2.800 mg; Schneckenschalen, 2.100 mg; Kleinspinnen, Zikaden, Raupen, Neuropteren aus Klopfbeuten, 800 mg; *Drosophila*, 160 mg; 18 Ameisenpuppen, 370 mg).

WG- und SG-♀ bevorzugen in der Legeperiode größere Beutetiere, Raupen und Spinnen bis zu 200 mg. Solche Brocken werden nur in den Morgenstunden gefressen. Nachmittags wird große Beute getötet und liegengelassen, oder überhaupt übersehen. Bis abends fraßen die ♀ am Boden oder in Bodennähe „Winziges“, Collembolen, Zikaden, *Drosophila*. Größte Beute waren Spinnen bis ca. 10 und Raupen bis ca. 20 mg, sogar Ameisenpuppen wurden nur einzeln, mit großen Abständen geschluckt. Nur Schnecken wurden immer genommen! Das mag von der Größe des Eis abhängen, das dann fast die ganze Leibeshöhle einnimmt. Das Körpergewicht des eiträchtigen ♀ steigt nämlich bis ca. 15 h von 6,8 auf 8,5 g, danach ist die Zunahme minimal, die Eibildung also wohl abgeschlossen (vgl. Abb. 25). Ein SG verunglückte 1972 vor Ablage des letzten Eis zwi-

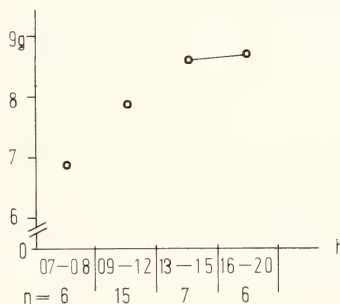


Abb. 25: SG-♀, Tagesschwankung des Körpergewichts in der Legeperiode. n = Zahl der Wägungen, nicht verbundene Werte sind hochsignifikant verschieden (t-Test, $p < 0.001$).

schen 13 und 15 h; die Sektion zeigte ein fertiges, noch weichschaliges Ei von 790 mg.

VI.2. Bebrütung

VI.2.1. Methodik

Die Bebrütung konnte ich in Volieren bei 4 WG- und 5 SG-Brutperioden verfolgen. Freilandbeobachtungen gelangen bei 3 WG (10 Beobachtungstage, 32 -stunden) und 2 SG (11 Beobachtungstage, 39 -stunden). Eines dieser SG verlor am 4.—6. V. sein Gelege, ich fing das ♀ am 7. V.; es erbrachte dann einen vollständigen Brutablauf in der Voliere. — Nur ein WG-Nest war gut einsehbar. Ich habe nur vom Boden aus beobachtet, in Nesthöhe bin ich nie angesessen, da ein solcher Versuch zu einer Störung geführt hatte.

Bruttemperaturen wurden bei SG am 9., 12. und 15. Bruttag gemessen: 1972 erlaubte die Anlage des Nestes ein Einbringen des Thermometers von oben. Die Spitze reichte der Nestwand entlang bis fast zum Muldengrund und bewegte sich mit den Eiern, wenn diese gewendet wurden, ohne sie zu beschädigen. Ich las in 30-min-Abständen und zusätzlich zu Beginn und Ende der Brutpausen ab.

VI.2.2. Brutdauer

Volieren-♀ von WG und SG begannen unabhängig von der Gelegegröße mit dem viert- bzw. drittletzten Ei zu brüten (Abb. 23), 4-mal mit an die Eiablage anschließender Vollbrut. In 6 Fällen war der Brutbeginn durch ein 2—4-stündiges Brüten um die Mittagszeit eingeleitet, dem erst am nächsten, bei einem SG am übernächsten Tag die Vollbrut folgte. — Das erste Junge schlüpfte nach 14,5—16,5 Tagen, die letzten folgten spätestens am übernächsten Tag. Unbefruchtete Eier eines WG entfernte ich nach 24-tägiger Bebrütung.

Bei beiden Arten beteiligen sich die ♂ nicht am Brüten (Niethammer 1937, Witherby et al. 1938, Pontius 1960, Heft 1965), kümmern sich auch nicht um verlassene Gelege.

VI.2.3. Brutrhythmus und Brutleistung

WG brüten im Freiland durchschnittlich 18 min, in Volieren 26 min, die Pausen sind im Freiland 10 min, in Volieren 5 min lang. SG brüten 18 bzw. 25 min, Pausenlänge 4 bzw. 8 min, vgl. Tab. 3.

Tabelle 3: Brutrhythmus bei WG und SG. Die Volieren-Werte stammen von 3 WG (31, 15, 6 Beobachtungstage) und 2 SG (45, 16 Beobachtungstage), vgl. dazu auch Abb. 26.

	WG/SG, Freiland	WG/SG, Voliere
Sitzzeit (min):		
n	68 / 46	482 / 889
$\bar{x}$	17,8 / 18,1	26,3 / 24,5
max.	33 / 26	44 / 44
min.	8 / 7	7 / 9
Brutpause (min):		
n	70 / 49	484 / 889
$\bar{x}$	9,9 / 8,1	4,5 / 3,6
max.	17 / 23	26 / 22
min.	7 / 2	< 1
Brutleistung (%)	63 / 69	85 / 81

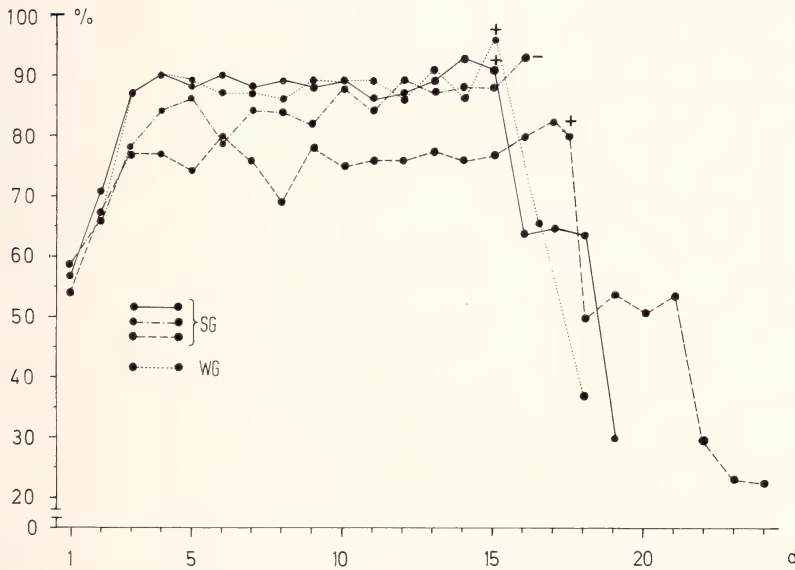


Abb. 26: Verlauf von Brut- und Huderleistung (%/, Ordinate) vom Beginn der Vollbrut bis in die frühe Nestlingszeit (Abszisse). + = Schlupftag, — = fiktiver Schlupftag eines unbefruchteten Geleges.

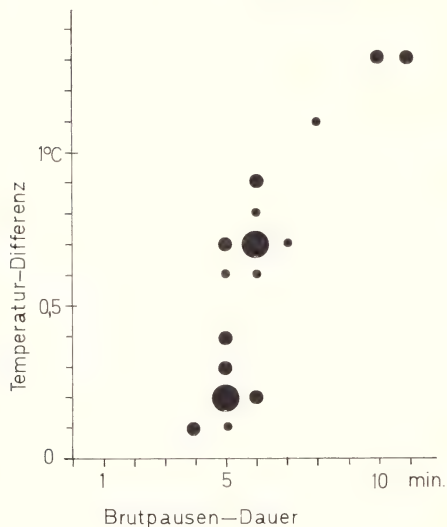
Die Periodenlänge (Sitzzeit + Brutpause) ist demnach im Durchschnitt bei beiden Arten und bei Volieren- und Freiland-♀ verblüffend konstant, ca. 27—30 min. Längste Sitzzeiten fallen in die Mittagszeit, Volieren-♀ schliefen sogar kurz mit dem Kopf im Rückengefieder. Sonnenbestrahlung der Voliernenester ergab verkürzte Sitzzeiten und dadurch z. B. eine Brutleistung von 58 % gegenüber der Tagesleistung von 87 % (SG, 19. V.). Die längsten Brutpausen enthalten das Morgenbad samt gründlicher Gefiederpflege. Für das Abendbad wurde weniger Zeit, maximal 7 min, aufgewendet, die ♀ flogen mit kaum angetrocknetem Gefieder ins Nest. Periodenlänge und Brutleistung blieben an kalten und warmen Tagen mehr minder gleich, z. B. SG am 5. und 10. Bruttag:

Zimmertemperatur 7—11° C / BL 79 %
 27—28° C / BL 76 %

Dem entsprechen Freilandbeobachtungen an WG:

bei 18° C (29. IV.) / BL 60 %

bei 3° C (3. V.) / BL 64 %



● n=40-60 ● n=5-20 ● n<5

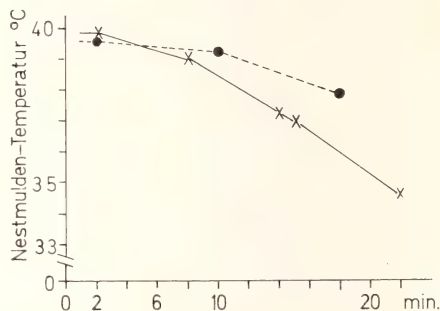


Abb. 27: Abkühlung eines unbefruchteten SG-Geleges (Voliere) in den Brutpausen, Zimmertemperatur ca. 20° C. Abszisse: Pausendauer, Ordinate: Temperatur-differenz. Große Kreise: n = 40—60, mittlere: n = 5—20, kleine Kreise: n < 5. Meßwerte vom 9., 12., 15. Bruttag.

Abb. 28: Abkühlung eines befruchteten (unterbrochene Linie) und eines unbefruchteten Geleges (ausgezogene Linie) am 12. Bruttag (Zimmertemperatur 21° C). Abszisse: Pausendauer, Ordinate: Muldentemperatur.

Die Brutleistung (= Sitzzeit pro Zeiteinheit in %) ist bei Freiland-♀ niedriger (51—73 %, Tab. 3) als bei Volieren-♀, die sich rasch steigern und nach anfänglicher niedriger Leistung ab dem 4. Bruttag 80—90 % erreichen, Abb. 26. Trotzdem wird die Brutleistung am 14.—15. Bruttag durch weiteres Verkürzen der Pausen noch gesteigert. Das tritt auch bei unbefruchteten Gelegen ein: 1 WG-♀ erreichte am 15.—16. Bruttag eine Brutleistung von 95 % und fiel dann wieder auf den Ausgangswert zurück.

VI.2.4. Bruttemperatur

Die Bruttemperatur betrug bei SG am 9. und 12. Bruttag $39,4$ — $40,2^{\circ}\text{C}$ ($\bar{x} = 39,7$, $n = 99$). Höchstwerte wurden mittags während 1/2 Stunde und nach dem Abendbad für ca. 10 min erreicht; am „Schlupftag“ (maximale Brutleistung) wurden sogar für 12 min $41,2^{\circ}\text{C}$ erreicht (Tagesmittel $39,8^{\circ}\text{C}$, $n = 78$).

Die Temperatur eines unbefruchteten Geleges begann erst bei Brutpausen > 3 min abzunehmen, die Wärmekapazität befruchteter Gelege ist etwa ab dem 6. Bruttag erwartungsgemäß größer (Abb. 27, 28). So „strengen“ sich die ♀ auf unbefruchteten Gelegen stärker an, sie brüteten besonders am 15.—16. Tag hechelnd, vgl. dazu die Versuche von White & Kinney (1974: 113). Einen Brutfleck konnte ich weder bei WG noch bei SG feststellen. Das Bauchgefieder bleibt intakt, gerötete Hautpartien fehlen.

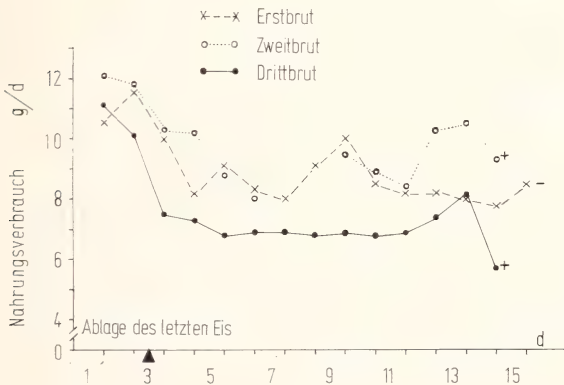


Abb. 29: Nahrungsverbrauch des SG-♀ während der Bebrütung. Abszisse: Tage, Ordinate: Nahrungskonsum/Tag (g). Das schwarze Dreieck bezeichnet die Ablage des letzten Eis. + = Schlupftermin, — = unbefruchtetes Gelege.

VI.2.5. Nahrung, Kot

In gleicher Weise wie während des Legens wurde auch während der Brut das Nahrungsquantum des brütenden SG ermittelt (Abb. 29). Es fraß ca. 7—10 g/Tag, weniger als bei der Eiablage, mehr als nach dem Hudern.

Schon die legenden ♀ beginnen, größere Kotballen (90—110 mg) in größeren Abständen (7—16 min) als normal (10—20 mg, alle 1,5 bis höchstens 6 min) abzusetzen. Sobald sie im Nest übernachten, unterbleibt die Kotabgabe. Brüten die ♀, so setzen sie in den Brutpausen einen voluminösen, zähflüssigen Kotballen („Brutkot“) ab. Diese Ballen erreichen zwischen Eiablage und Hudern ihr Maximum und werden bis zum Ende der Huderperiode abgegeben (vgl. Tab. 4).

Tabelle 4: Brutkot (Gewicht in mg) von WG und SG in Volieren.

	SG, 2 ♀ (n = 83)		WG, 2 ♀ (n = 58)	
	morgens	tagsüber	morgens	tagsüber
Legen und Brüten:				
$\bar{x}$	236 ± 11,2	130 ± 13,5	310 ± 5,8	120 ± 10,0
max.	260	170	320	140
min.	210	110	300	110
Brüten:				
$\bar{x}$	333 ± 11,5	210 ± 1,2	481 ± 12,2	294 ± 10,6
max.	370	230	510	330
min.	240	180	320	210
Hudern:				
$\bar{x}$	?	103 ± 7,3	?	95 ± 8,7
max.		140		100
min.		70		70

VI.2.6. Verhalten

VI.2.6.1. Wintergoldhähnchen, Sommergoldhähnchen: ♀

VI.2.6.1.1. Zur Sitzzeit

Sie brüten tief im Nest, in Abflugrichtung; meist sind nur ein Drittel des Schwanzes und die Schnabelspitze sichtbar. Abgesehen von kurzem Dösen

und Schlafen um die Mittagszeit (max. 4 min) verweilen sie kaum länger als 30 sek ruhig (Heft 1965: 66 ... „nun bestand das Brüten in einer fortwährenden Bewegung“). Sie zupfen am Nestrand und putzen sich, pflegen dabei alle Federpartien: Beim Ordnen des Brust- und Bauchgefieders richten sie sich kurz, breitbeinig, mit durchgestreckten Fersen, auf. Sie drehen sich nach links und rechts, nehmen aber immer rasch wieder die Abflugrichtung ein, sichern dann stets aufmerksam, mit hochgerecktem Kopf. Zu Brutbeginn „strampeln“ die ♀ etwa 5—7 sek nur beim Nestverlassen und Einschlüpfen. Gegen Ende der Brutzeit strampeln sie bis zu 12 sek, oft zwischendurch. Die Eier werden dabei kräftig bewegt (ein nestnah montiertes Mikrophon überträgt deutliche Kratz- und Klappergeräusche), mit Tuschepunkten markierte Eier sind dann verschoben, sie werden also „strampel-gewendet“, vgl. ähnliche Beobachtungen bei der Flaggensylphe *Ocreatus underwoodie* (Schulze 1975), Abb. 32. — Ein solches Strampeln zeigen andere Arten nur beim Nestbau. Bei den Goldhähnchen ist es offenbar sekundär zu einer Bewegung zum Wenden der Eier geworden, vielleicht als Folge des besonders tiefen Nestes, das ein übliches Eiwenden mit dem Schnabel erschwert.

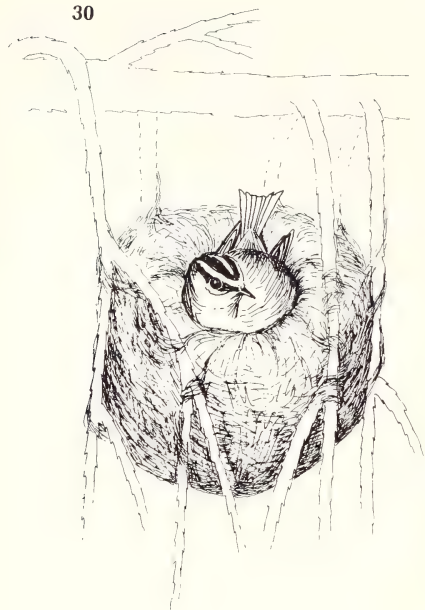
An sehr warmen Tagen oder bei Sonnenbestrahlung sitzen die ♀ zeitweise „locker“ im Nest, das Rückengefieder liegt dann auf Nestrandniveau (Abb. 30). In Reichweite vorbeifliegende Insekten werden schnabelknacksend, mit langgestrecktem Hals, geschnappt, entfernte negiert, Wassertropfen vom Nestrand und nestnahen Zweigspitzen abgetrunken. Bei kurzem ♂-Alarm drücken sie sich bis zu 7 min tief ins Nest (Abb. 31), heben dann den Kopf langsam bis zum Nestrand und sichern. Warnt das ♂ länger (> 1 min), so verlassen sie es rasch, lautlos, ohne am Rand zu fußen. Lockten die ♂ bei attraktiven Futtergaben, so verließen die ♀ ihre Nester nur, wenn sie schon einige Zeit gesessen, nie, wenn sie gerade eingeschlüpft waren (Ausnahme: am letzten Bruttag folgten sie fast jedem Locklaut).

Laute: WG brüten stumm, erwidern kaum die Stimmfühl- und Locklaute der ♂, äugen höchstens mit schiefgehaltenem Kopf über den Nestrand. Nähert sich das ♂, so „zickt“ sie, häufiger schlüpft sie aus und vertreibt ihn mit „Zerr“ und gesträubtem Scheitel. SG beantworten dagegen Stimmfühl- und Locklaute (auch wenn sie das Nest nicht verlassen), manchmal auch Reviergesang. Ebenso suchen sie Stimmföhlung, wenn das ♂ im Gesichtsfeld aufscheint, vertreiben ihn aber wie WG auf kurze Distanz. Bei kurzem ♂-Alarm warnt sie manchmal leise mit.

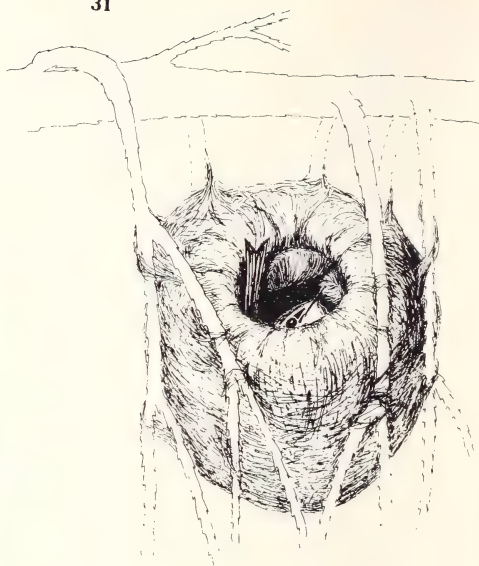
VI.2.6.1.2. Beim Nestverlassen

Vor dem Nestverlassen drehen sich die ♀ mehrmals strampelnd und drücken sich dabei tief in die Mulde. Dann wird gesichert; das ♀ richtet sich

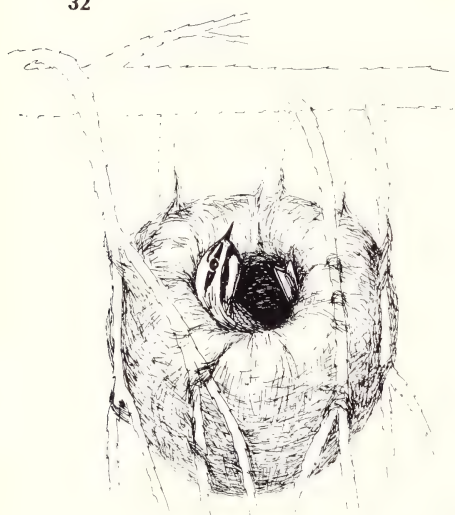
30



31



32



33 a



Abb. 30—33 a: Brütendes SG. 30: locker brütend, Rückengefieder im Niveau des Nestrandes. 31: bei Alarm sich drückend. 32: beim „Strampelwenden“. 33 a: beim Nestverlassen.

mit glattem Kopfgefieder auf und äugt umher (vgl. auch Pontius 1960: 135; Heft 1965: 67). In Ruhe abfliegende ♀ heben sich langsam mit am Nestrand aufgestützten Flügelbögen hoch, fächern dabei etwas die Flügel, ziehen die Beine aus der Mulde und hüpfen auf den Nestrand (vgl. Heft 1960: 138—139). Diese Bewegung ähnelt dem „Katzenbuckelstrecken“ (siehe Koenig 1951: 302) und mag das Flügelstrecken, wie es sonst längeres Rasten abschließt, ersetzen (Abb. 33 a).

Laute: Nur die SG stoßen beim Aussteigen einen lauten (ca. 10 m vernehmbaren) „Triller“ (ähnlich den Schlußelementen des ♂-Reviergesanges) aus. Er unterbleibt, wenn das ♀ aufgrund einer Störung ausschlüpft. SG-♂ reagieren darauf mit gespannter Aufmerksamkeit. 2 ♂ unterbrachen 11-mal die Nahrungssuche und flogen in Nestnähe, 1-mal fixierten sie starr in diese Richtung. WG verlassen das Nest im Freiland stumm, in Volieren manchmal mit Distanzlauten (vgl. IV.1.1.), wenn sich das ♂ gerade in der Nähe befindet.

VI.2.6.1.3. In den Brutpausen

Das Nest wird auf einer bestimmten Route, die auch zur Jungenpflege beibehalten wird, verlassen, im Freiland flogen 2 SG- und 1 WG-♀ sogar dieselben Äste an. Gestörte ♀ fliegen schräg nach unten ab (vgl. Pontius 1960: 134). Zunächst wird das Gefieder kräftig geschüttelt und in einer Nestentfernung von ca. 5 m (bzw. in einer nestfernen Volierenecke) unter mehrmaligem Wippen des Körpers der Brutkot abgesetzt. Dann wird gefressen. Freiland-♀ fressen hastig und ständig, bewegen sich dabei auf einem bestimmten Wechsel durch das Revier, ohne innezuhalten und längere Komforthandlungen auszuführen. Sie putzen sich kaum 15 sek, machen Badebewegungen in nassen Zweigen, ohne die Nahrungssuche zu unterbrechen. Die Brutpause scheint mit dem Sattwerden zu enden; hatte ein SG-♀ ein großes Beutetier verzehrt, hielt sie kurz unter raschester Gefiederpflege inne, gab ohne zu wippen Normalkot ab und kehrte geradewegs zurück (5 Beobachtungen, Beutetiere: 2 *Micrommata*, 3 Falter). — Volieren-♀ benötigen für Fressen und Kotabgabe < 1 min, die Pausenlänge wird durch die Dauer der Gefiederpflege bestimmt. Diese betrieben sie sehr ausgiebig, reinigten auch Lauf und Zehen. In langen Pausen (> 3 min) wurde vor dem Einfliegen nochmals kurz gefressen und Normalkot abgegeben. Gegen Abend entlud sich der angestaute Bewegungsdrang in Erregungsflügen, dabei wurde der größtmögliche Flugraum genutzt.

VI.2.6.1.4. Bei der Rückkehr

WG-♀ signalisieren die Rückkehr durch leises, gereihtes Zicken, SG-♀ durch sehr leise Stimmfühl-, seltener Bündellaute. Sie kehren dann stumm

auf einer anderen deckungsreichen Route zurück, in Nestnähe stets über dieselben Zweige (siehe auch Pontius 1960: 137). Freiland- und Volieren-♀ schlüpfen dann nicht sofort ein, sondern „kontrollieren“: sie äugen vom Nestrand monokular einige Sekunden ins Nest, entfernen Fremdkörper (z. B. Fichtennadeln), SG pickten zwischen die Federkrone. Dann erfolgt das „Schnabel-Fühlen“: die ♀ langen „vorsichtig“ mit gestrecktem Hals einige Sekunden in die Mulde, die Schnabelspitze kann sich dabei zwischen die Eier schieben. Doch werden die Eier nicht gewendet. Nach Heft (1965: 66) „stochert“ das ♀ „mit dem Schnabel im Nest“, vielleicht handelt es sich auch dabei um ein Fühlen. — Ein SG führte dies, wenn ihr Nest Sonnenbestrahlung erhielt, in Abständen von 10–30 sek oft während 3–5 min aus, machte Einschlüpf-Intentionsbewegungen, flog dazwischen auch kurz ab. An kühlen Tagen war dieses Schnabelfühlen sehr kurz, oft nur ein muldenwärts gerichtetes Nicken. Es scheint, als prüften Goldhähnchen damit die Nesttemperatur (Krüger 1965 vermutet aufgrund ähnlicher Bewegungen beim Rebhuhn-♀ *Perdix perdix* den „Sitz der Thermorezeptoren . . . eventuell in der Augengegend“). Dann erst springen sie mit anpreßten Flügeln, wie zum Nestbau-Strampeln, ein, drehen sich, energisch strampelnd, in beide Richtungen, schlüpfen mitunter auch noch kurz aus, um „nachzukontrollieren“, springen dann endgültig ein, kuscheln sich mit seitlich schiebenden Körperbewegungen ein und kommen in der Abflugrichtung zur Ruhe.

VI.2.6.2. Wintergoldhähnchen-♂

VI.2.6.2.1. Während der Sitzzeit

Volieren-♂ singen je nach Mauserstand unterschiedlich intensiv. Der Reviergesang erfolgt zu Brutbeginn fast so häufig und lautstark wie zur Anpaarung (vgl. V.4.). Später wird leiser, mit kürzeren Strophen und in größeren Abständen gesungen. Die ♂ bewegen sich dabei möglichst nestfern, fliegen das Nest selten (1–3-mal/h, je nach Voliengröße) und mehr zufällig an, erst gegen Ende der Brutzeit (12.–14. Tag) gezielt. Ein ♂ flog dann 10–15-mal/h an, entweder mit „zick“-Lauten (worauf ihn das ♀ vertrieb) oder mit zartem „Schwirren“ (dann vom ♀ toleriert, Fütter-Laut?). Gleichzeitig beginnen sie, attraktives Futter zu bündeln und das ♀ herbeizulocken. Doch werden die ♀ nie gefüttert! — Auch Freiland-♂ singen nestfern: 1 WG-♂ (Brutbeginn) ständig lautstark lange Strophen, 1 ♂ (Brutende) kurze Strophen mit Endschnörkel in ca. 25 min Abstand. Ein anderes WG sang nestfern in voller Lautstärke, in unmittelbarer Nestnähe sehr leise Strophen ohne Endschnörkel.

VI.2.6.2.2. In den Brutpausen

Verläßt in Volieren das ♀ sein Nest, wird es vom ♂ entweder mit beschwichtigendem „gereihem Zicken“ und Flügelvibrieren, oder (besonders zu Brutbeginn) mit „Schnörkeln“ und „Vorwärtsimponieren“ begrüßt. Meist begleitet das ♂ dann zur Futterstelle, Reviergesang unterbleibt. Es fiel auf, daß 1 WG-♂ sein ♀ stumm bis in die Außenvoliere begleitete (5 m) und erst dort begrüßte. Freiland-♂ begrüßen ihre ♀ in einiger Nestentfernung (4 WG min. 5, max. 18 m, ich beobachtete „Zick“- und „Schnörkel“-Begrüßungen) und halten bei der Nahrungssuche Rufkontakt. Bei der Rückkehr überholt das ♂ und schlüpft leise zickend vor dem ♀ über das Nest hinweg, verläßt es aber sofort. Dieses Zurückführen erfolgte in Volieren regelmäßig vom 1. bis 5., unregelmäßig bis zum 9. Bruttag und unterblieb dann. Freiland: 1 ♂ (Brutbeginn) begleitete nach jeder Pause, 1 ♂ 5-mal bei 12 Rückflügen, 1 ♂ (Brutende) begleitete nie. Die Begleitintensität steht wohl in Zusammenhang mit der Brutdauer.

VI.2.6.3. Sommergoldhähnchen-♂

VI.2.6.3.1. In den Brutpausen

SG-♂ beantworten den ♀-Triller mit leisen Bündel- oder Aufregungslauten, begrüßen das ♀ mit Aufregungslauten und manchmal Schnörkeln und führen es zur Futterstelle. Erreicht er diese zuerst, lockt er dort und macht dann Platz. Bei beiden Jahres-Erstbruten versuchte er zu Beginn der Brutpausen eine Hetzkopula, die das ♀ ignorierte. Bei den späteren Bruten waren diese nur zu Brutbeginn als ritualisiert wirkende Intentionshandlungen erkennbar, aber noch von Hetzkopula-Lauten begleitet. Freiland-♂ begrüßen oft schon auf dem Nestbaum (nie auf dem Nestast oder in dessen Nähe!). Während der Nahrungssuche bewegen sich die Partner in beträchtlichem Abstand, halten aber Rufkontakt (ohne Reviergesang!). 1 ♂ begleitete regelmäßig bis in eine Nestentfernung von ca. 30 m. Entweder verharrte er dort oder kehrte langsam gegen den Nestbaum zurück. Das ♀ entfernte sich in jeder 4.—5. Brutpause um weitere 15—20 m, bis zur Reviergrenze. 1 ♂ begleitete nur bis zum Rand der dichten Fichtengruppe, in der das Nest lag, ca. 14 m. Das ♀ flog fast jedesmal (16 von 18 Brutpausen, 3 Beobachtungstage) weitere 30 m in die angrenzende Lärchenschonung, er begleitete sie dabei nur einmal.

Das zurückkehrende ♀ wird vom ♂ überholt und mit leisen Stimmföhl-lauten bis zum Nest geführt (auch Pontius 1960: 135). Die ♂ tauchten kurz

nach dem Verschwinden der ♀ wieder auf und sangen eine laute, kurze Strophe Reviergesang. Auch Volieren-♂ begleiteten bis zum Nest und sangen anschließend. Bei Aufbau-Nestern (Abb. 33 b) begleitet er meist nur bis zum Durchschlüpf. Flog er bis zum Nest, so strich er dann in die entfernteste Käfigecke und erstarrte dort, während sie im Nest verschwand. Dann schlüpfte er rasch, lautlos unter dem Nest weg nach unten. „Ertappte“ sie ihn dabei, so vertrieb sie ihn mit „Zerr“ und gesträubtem Scheitel (2 ♀ verhielten sich völlig gleich!).

VI.2.6.3.2. Während der ♀-Sitzzeit

SG-♂ singen intensiver als WG: lauter, die Strophen folgen in kürzeren Abständen, Brutfortschritt und Mauserstand wirken sich weniger aus. Sie halten sich in nächster Umgebung des Nestbaums auf, entfernen sich kaum 20 m. SG-♂ füttern im Gegensatz zu den WG ihre ♀ am Nest. Das hat auch Pontius (1960) eingehend beobachtet. Heft (1965) sah dieses Balzfüttern nicht, das ♂ war wohl vom nahen Beobachter gestört. Das Balzfüttern setzt mit dem Brüten ein und endet beim Schlüpfen der Jungen. Volieren-♂ fütterten 1—3-mal/Stunde, zu Ende der Bebrütung (13.—15. Tag) häufiger, ca. 5—8-mal/Stunde.

Verfüttert werden große Beutetiere, gerne *Micrommata*, grüne Spannerraupen, frischgehäutete Heimchen. Diese werden gründlicher als für den Eigenverzehr, unter durchdringendem Balzfütter-Geschrei totgeschlagen (u. U. bis der Körperinhalt austritt, vgl. IV.3.5.). Entsprechende Beobachtungen gelangen auch im Freiland. — Volieren-♀ ließen sich gegen Ende einer Sitzzeit nicht mehr füttern: sie flogen dann am ♂ vorbei zur Futterstelle. Manchmal insistierte er und versuchte nestfern zu übergeben, wischte ihr sogar die Beute um den Schnabel! Die ♀ übernahmen dann stets aggressiv. Futterübergaben in Brutpausen habe ich im Freiland nicht beobachtet.

2 Balzfütter-gestimmte ♂, deren ♀ verunglückten, gaben ihre Beute nicht an untergeschobene Goldhähnchen-Nestlinge ab: Sie hielten das Futter waagrecht über die Nestmulde oder warteten in unmittelbarer Nestnähe. Eine Beziehung zwischen Balzfüttern und Brutleistung (wie z. B. beim Trauerschnäpper, Curio 1959) vermochte ich nicht festzustellen.

VI.2.6.4. Fütter-Intention

Goldhähnchen scheinen den Schlupftermin zu kennen: Die Eltern beider Arten beginnen 1—2 Tage davor, wie bei der Jungenfütterung Winziges zu bündeln, mit leisen Bündellauten hochzutragen und die Schnabelfüllung tief in die Mulde zu tauchen. Auch Pontius (1960: 135) und Heft (1965: 67) haben dieses Verhalten beobachtet. (Vgl. dazu Gwinner 1965 beim Kolkraben *Corvus corax*, Schifferli & Lang 1940 bei der Steinkrähne

Pyrrhonorax pyrrhonorax). Ich sah es auch bei 4 unbefruchteten Gelegen, ein WG-♀ zeigte es nur am 15. und 16. Bruttag (etwa alle 30 min, am Ende jeder Brutpause), brütete dann, ohne zu füttern, bis zum 23. Tag weiter. Also wird die Fütter-Intention nicht akustisch (Eigeräusche) ausgelöst. Die Bündel sind wie bei der Jungenfütterung im Schnabelgrund verborgen, man sieht dem hochtragenden Vogel nichts an. 1 WG-♂ schluckte diese speichelverklebten Bündel nicht immer, sondern streifte sie manchmal ab. Dazu 2 Beispiele: 103 (74) Collembolen, 3 (3) Zikadenlarven, 1 (0) Spanner-räupchen.

1 SG-♂ zeigte schon ab dem 14. Tag starke Fütter-Intention, das erste Junge schlüpfte am 16. Tag; so ergaben sich Konflikte zwischen Balz- und Intentionsfüttern: er balzfütterte in ca. 8-min-Abständen und nutzte jede Brutpause zum Intentionsfüttern. — Kehnte das ♀ während seiner Anwesenheit ins Nest zurück, so übergab er sein Bündel selbst dann nicht, wenn sie nach seiner Schnabelspitze pickte. Er verharrte sekundenlang in krampfhaft hochgestreckter Haltung mit geschlossenen Augen, oder zeigte Verlegenheitsgesten des Schnabelreibens, sogar der Gefiederpflege (!), bis er endlich schluckte und abflog. Demnach gelten für Balzfüttern und Fütter-Intention (bzw. Jungenfüttern) jeweils verschiedene Auslöser (vgl. dagegen Curio 1959: 85, beim Trauerschnäpper „geht das Atzen des ♂ fließend aus dem Balzfüttern hervor“).

VI.3. Jungenpflege und -entwicklung

Freilandbeobachtungen dazu gelangen an 15 WG-Nestern (87 Tage, 189 Stunden) und 5 SG-Nestern (9 Tage, 26 Stunden). Je 2 WG- und SG-Nester enthielten frischgeschlüpfte bis 7-tägige Junge; sie fielen Nesträubern zum Opfer. Weitere 16 Nester fand ich erst, als die Jungen fast flügge, also leichter zu entdecken waren (vgl. Peus 1954, Palmgren 1932); davon wurden 2 WG-Nester geplündert, die verbleibenden Bruten flogen in 5 Fällen ungestört, in 7 Fällen gestört und mehr oder minder vorzeitig aus. 1 WG- und 1 SG-Brut habe ich zu vorzeitigem Ausfliegen veranlaßt; in Volieren konnten 1 WG- und 2 SG-Bruten 1—4 Tage, je 1 WG- und SG-Brut bis zum Selbständigwerden der Jungen beobachtet werden.

VI.3.1. Das Schlüpfen

WG- und SG-Junge schlüpfen in der Regel an 2—3 aufeinanderfolgenden Tagen (vgl. auch Palmgren 1934, WG; Pontius 1960 und Heft 1965, SG). In Volieren schlüpften SG-Junge im Zeitraum von 49, 51 und 47 Stunden,

WG-Junge innerhalb von 46—41 Stunden. Das erste Junge schlüpfte in 3 Fällen morgens, in 2 Fällen in den späteren Nachmittagsstunden (auch im Freiland: Pontius 1960: 135), nie nachts.

Dieses „zerdehnte Schlüpfen“ (im Sinne Curios 1959: 76) hängt wohl vom Zeitpunkt des Brutbeginns und vom Übernachten auf unvollständigem Gelege (vgl. Abb. 23) ab, ebenso der variable Schlupftermin der ersten Jungen: insgesamt 15,5 Bruttage beim WG, 14,5, 15,5, 16,5 beim SG. Niethammer (1937), Glutz (1962), Witherby (1938) und Jordain (1933) geben für das WG eine Brutdauer von 12—17 Tagen, für das SG von 14—16 Tagen an; sie wird meist vom letzten Ei ab gerechnet (auch Heft, 1965, beim SG) und erscheint somit kürzer. Nach Volierenbefunden ist wohl ein Schlüpfen am 15. Bruttage der frühestmögliche Termin, die Brutleistungen sind in Volieren höher, verzögernde Temperatureinflüsse geringer.

VI.3.1.1. Verhalten der Eltern

Am letzten Bruttage zeigen WG- und SG-♀ nur bei befruchteten Gelegen eine auffallende Unrast: sie verlassen ca. alle 5—7 min, zeitweise alle 30 sek, ihr Gelege mit einem plötzlichen Sprung, wie sonst nur bei Schreck, fliegen aber nicht ab, sondern fixieren intensiv, monokular in die Mulde, fühlen ab und zu (vgl. VI.2.6.1.4.) und kuscheln sich gleich wieder ein, „strampeln“ häufig. Eine ähnliche Unruhe beschreibt Gwinner 1965 beim Kolkraben (vgl. auch Thielcke 1970: 210). Die ♂ sind ebenfalls äußerst interessiert, lassen sich oft minutenlang vom ♀ kaum abdrängen, fixieren starr, aufmerksam in die Mulde (keine Fütter-Intention!). Offenbar reagieren die Eltern derart auf Geräusche in den schlupffreien Eiern.

Dreimal (einmal WG, zweimal SG) gelang es, Junge im Augenblick des Aufbrechens der Schale zu beobachten: einmal wies die Schale ein ca. 5 mm großes „Atemloch“ und median ringsum kleine Risse auf, in den beiden anderen Fällen schien sie völlig intakt zu sein. Immer befreite sich das Junge durch krampfartig zuckende Streckbewegungen innerhalb von 1—2 sek aus beiden Schalenhälften. Das ♀ fixierte dabei vom Nestrand aus in die Mulde, faßte auch vorsichtig nach den Schalenhälften, entfernte einmal einige dem Jungen anhaftende Schalensplitter, schluckte sie, kuschelte sich dann aber energisch (strampelnd?) ein.

Längstens 25—30 min nach dem Schlüpfen sind alle Schalenreste entfernt; WG- und SG-♂♀ schleudern sie an möglichst nestfernen Stellen unter Abscheubewegungen (heftiges Schnabelreiben, Schütteln) weg, fressen sie nie.

VI.3.1.2. Hudern

Nur die ♀ bedecken ihre Jungen. — In Volieren sank mit dem Schlupf des ersten Jungen die Huderleistung gegenüber der Brutleistung um 27 % bzw. 30—62 %, vgl. auch Abb. 26. Ein Freiland-WG-♀ leistete am 2. (3.?) Tag im Mittel 64 %, bei einer Pausenlänge von 5,8 min und Huderzeit von 9,1 min; sie veränderte gegenüber dem Bruthrhythmus ihre Periodenlänge.

Ein ungestört huderndes SG-♀ verlängerte bei fast gleichbleibenden Huderzeiten ihre Pausen vom 1. bis zum 7. (= letzten regelmäßigen) Hudertag:

	Dauer (min)	n	Raumtemperatur (° C)
1. Tag: Huderzeit	6,0 ± 1,75	15	19—26
Pause	2,4 ± 0,55	16	
2. Tag: Huderzeit	4,0 ± 0,39	81	10—24
Pause	3,8 ± 0,56	84	
3. Tag: Huderzeit	5,5 ± 0,57	63	18—22
Pause	4,7 ± 0,50	64	
4. Tag: Huderzeit	5,2 ± 0,55	65	16—20
Pause	4,9 ± 0,52	65	
5. Tag: Huderzeit	7,4 ± 0,69	50	10—20
Pause	6,5 ± 0,86	48	
6. Tag: Huderzeit	6,0 ± 0,59	33	10—25
Pause	14,4 ± 2,16	34	
7. Tag: Huderzeit	4,5 ± 1,07	13	22—28
Pause	15,8 ± 3,32	13	

Ähnlich verhält sich z. B. der Trauerschnäpper (Curio 1959: 82); Hausperlinge dagegen verkürzen ihre Sitzungen (Deckert 1969: 65). — Niedrige Raumtemperaturen beeinflussen vielleicht die Huderzeiten (5. Tag?), nicht die Pausen. — Insgesamt huderte das SG-♀ regelmäßig 7 Tage und übernachtete 8-mal im Nest. Doch versuchte sie, ihre Jungen am 12. Lebenstag bei Anbruch eines Gewitters zu bedecken (ebenso Heft 1965: 68), auch huderte sie manchmal für wenige Minuten am frühen Morgen bei Raumtemperaturen um 10° C, wenn die Jungen nicht gleich sperrten.

Ein einzelnes Junges ist erst mit seinem 18.—19. Lebenstag fähig, eine gleichbleibende Körpertemperatur (41°C) aufrecht zu erhalten. 10 Tage alte Junge kühlen innerhalb 30 min auf Umgebungstemperatur ab, 16-tägige Einzeljunge verfallen bei einer Raumtemperatur von 22°C nach 130 min in Apathie, die Körpertemperatur sinkt auf $30\text{—}29^{\circ}\text{C}$. Doch bleiben die Jungen schon „ungewärmt“, wenn gerade die ersten Kielspitzen die Haut durchbrechen. Sie frieren aber auch bei niedriger Außentemperatur (z. B. $+10^{\circ}\text{C}$) nicht, hecheln dagegen schon bei $+16^{\circ}\text{C}$, besonders häufig vom 8. bis etwa zum 14. Lebenstag. Später, befiedert, tun sie dies auch an warmen Tagen viel seltener (vgl. dazu das thermoregulatorische Verhalten bei Corviden-Nestlingen, Prinzinger 1976). Also ist wohl das enge, dickgepolsterte Nest ein ausreichender Wärmespeicher (vgl. dagegen beim Kleiber, Löhrl 1967: 66).

VI.3.1.3. Nestdominanz

WG- und SG-♀ bleiben auch nach dem Jungenschlupf am Nest dominant. Das ♂, das anfänglich den Großteil des Jungenfutters beibringen muß, nähert sich dem Nest mit beschwichtigenden Verhaltensweisen: eng angelegte Scheitelfedern, Flügelvibrieren, leise Beschwichtigungs- oder Bündellaute. Hingegen fliegt das ♀, auch wenn er noch füttert, rasch, meist stumm und ohne beschwichtigende Gesten ab. Bei WG füttert das ♂ dann entweder stark flügelvibrierend seine Portion fertig, oder er fliegt (öfter) sofort ab. Bei SG übergibt das ♂ fast immer einen Teil an das rückkehrende ♀, so daß beide gleichzeitig füttern, oder das ♀ hudert sich ein, schiebt dann das ♂ einfach beiseite. Wenn die ♂ insistieren und weiterfüttern möchten, werden sie von ihren ♀ energisch, mit gesträubtem Scheitel und „Zerr“, vertrieben.

VI.3.1.4. Fehlverhalten beim Hudern

In meinen kleinen Volieren mit geringer Ausweichmöglichkeit bei rasch erreichbarem Futter wurden insgesamt 4-mal (2-mal bei WG, 2-mal bei SG) 1,5—3,5 Tage alte Junge verlassen. Stets wiederholten sich die „Symptome“ dieses Fehlverhaltens: nach einem normal verlaufenden ersten (zweiten) Tag, an dem die Jungen mit Collembolen versorgt wurden, die die ♂ in zeitraubender Suche sammelten, ändert sich ihr Fütter-Rhythmus, sobald sie größere Beute verfütterten. Sie brachten diese in kürzesten Intervallen zum Nest, die ♀ saßen kaum länger als 20—30 sek, höchstens 2—3 min. Anfänglich konnten die ♀ ihre Nestdominanz aufrechterhalten, die ♂ ließen sich vertreiben, doch spätestens am 3. Tag stumpfte die ♀-Aggressivität ab; die ♂ drängten ihre huderwilligen ♀ aus dem Nest (WG) oder

hüpften so lange auf deren Rücken herum (SG), bis sie endlich doch aufstanden. Sicher erhielten die Jungen überreichlich Futter, doch sicher nicht ausreichend Wärme; sie verklammten zusehends, endlich sperren sie nicht mehr. Die ♀ versuchten vergeblich, sie zu wärmen, wurden aber ständig abgedrängt — endlich rasten sie hysterisch hin und her, versuchten, oft mit noch vollem Schnabel, unter krampfartigem Wippen Kot abzusetzen und taten dies bis zu 20 min lang, bis sie in rascher Folge dünnflüssigen Normalkot abgaben (vgl. Tab. 4). Damit unterblieb jedes weitere Hudern; die unterkühlten, schweigenden Jungen wurden meist schon 30 min später nicht mehr beachtet. Die ♂ begannen stets sofort nestzustimmen, vollführten Zeigeflüge und versuchten Hetzkopulae, auch, wenn sie bereits mauserten. Nur einmal übernachtete 1 SG-♀, nachdem sie die Jungen um 11 h aufgegeben hatte, doch noch im Nest (1971, Drittbrut) und fütterte am Morgen die gut durchwärmten, heftig sperrenden Jungen ca. 20 min, verließ sie dann, ausgekühlt, „endgültig“.

Verklammte Junge wurden nie aus dem Nest gezerrt oder weggetragen, wie dies Linsemair (1962: 202) bei seinen SG beobachtete (vgl. dazu Beobachtungen an Bartmeisen, Koenig 1951: 55 ff. und Gimpel, Nicolai 1956). 1 SG-♀ überbaute ein im Nest belassenes totes Junges mit Polstermaterial, wie dies auch mit Eiern geschehen kann.

Die Beobachtung eines ungestörten Brutablaufs ermöglichte eine besonders günstige Nistplatzwahl: das Nest wurde im „Aufbau“ (einem Zusatzkäfig, der mit der Voliere in Verbindung stand; vgl. Abb. 33 b) gebaut. Die SG,

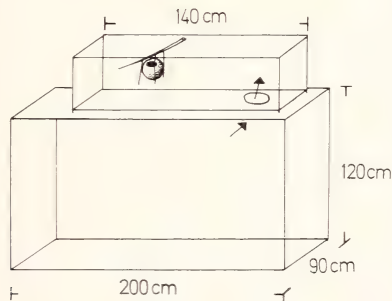


Abb. 33 b: Zimmervoliere mit Aufbau und Nestast. Die Pfeile bezeichnen den Durchschlupf.

bei jedem Volierenputz darin eingeschlossen, waren mit der Handhabung des Schiebers vertraut. So konnte ich das ♀ jedesmal, wenn sie zum Hudern einschlüpfte, vom ♂, der „unten“ Futter sammelte, trennen. Auch er akzeptierte diese vertraute Veränderung ohne Warnen, äußerte, solange er vom ♀ getrennt blieb, nur Futtertrage-Laute, durch die sie nicht beunruhigt

wurde. Sobald sie Anstalten machte, das Nest zu verlassen, mußte ich den Durchschlupf öffnen: da sie den Kot nur nestfern absetzte, geriet sie in Panik, wenn sie nicht sofort den Aufbau verlassen konnte. Somit waren ihre Huderperioden vom ♂ kaum beeinflusst (höchstens, wenn er mit attraktivem Futter besonders lange warten mußte; dann wurden seine Futtertrage-Laute schrill, schnappten manchmal zu Alarm- und Neststimm-lauten über, worauf sie immer aufstand). Sobald sie nicht mehr regelmäßig huderte, blieb der Durchschlupf offen: waren die Jungen tatsächlich einmal übersatt, so regelte sich die Fütterfrequenz ein: die Eltern machten längere Pausen (vgl. auch Löhrl 1974: 49 bei der Tannenmeise, Haartmann 1953 beim Trauerschnäpper).

VI.3.1.5. Das Füttern

Während der ersten 3 Tage schaffen die ♂ beider Arten mehr als 2/3 des Jungenfutters herbei; ihre ♀ verlassen das Nest in den Pausen oft nur, um selbst zu fressen. Im Freiland erhalten 1- bis ca. 5-tägige Junge alle 10—17 min Nahrung ($n = 11$), Ältere im Durchschnitt alle 3,8 min ($n = 717$; eine Ausnahme bei einem WG-Paar; $\bar{x} = 8,9$ min, $n = 46$). Knapp vor dem Ausfliegen nimmt die Fütterfrequenz etwas ab: $\bar{x} = 5,0$ ($n = 138$), steigt aber gleich nach dem Nestverlassen auf 2,7 min an ($n = 42$). Ähnlich verhielten sich Volierengoldhähnchen, vgl. Abb. 34.

Im Freiland wurde vormittags und nachmittags in gleichen Intervallen gefüttert; längere Pausen gab es um die Mittagszeit. Auch in Volieren ließ sich ein Fütter-Rückgang zwischen 12 und 15 h feststellen, es folgte immer ein Maximum zwischen 17 und 18 h, dann verlangsamte sich der Rhythmus bis zur Nachtruhe (Abb. 35).

Die Fütter-Frequenz scheint nicht in Abhängigkeit zur Jungenzahl zu stehen: 3 Obergurgl-Bruten (6/7/6 Junge) wurden zu entsprechenden Tagen gleich oft gefüttert wie 3 Innsbruck-Bruten (9/9/11 Junge). Allerdings lag die Temperatur an allen Beobachtungstagen in Obergurgl unter 20° C, häufig zwischen 2 und 9° C (vgl. II.3.4.). Beobachtungen an Bruten mit verschiedener Jungenzahl bei vergleichbaren Umweltverhältnissen gelangen leider nicht. Soweit sich ♂ und ♀ deutlich unterscheiden ließen (z. B. Gesang, verschiedener Mauserstand, Partner markiert), beteiligten sie sich gleich stark (1 Ausnahme bei WG, s. o.: das ♂ fütterte höchstens 2-mal/h, solange die Jungen im Nest waren, doch gleich oft wie das ♀, sobald sie flügge waren!). — Die Fütter-Frequenz von Volieren-Goldhähnchen war ab dem 11. Tag höher als im Freiland (ca. 60 mal/h und darüber). Bei anderen Vogelarten kommt es dagegen öfter vor, daß Volierenbruten mit „Riesenportionen“, dafür in weit größeren Abständen versorgt werden (z. B. Nöhring, cf. Curio 1959: 88, beim Trauerschnäpper).

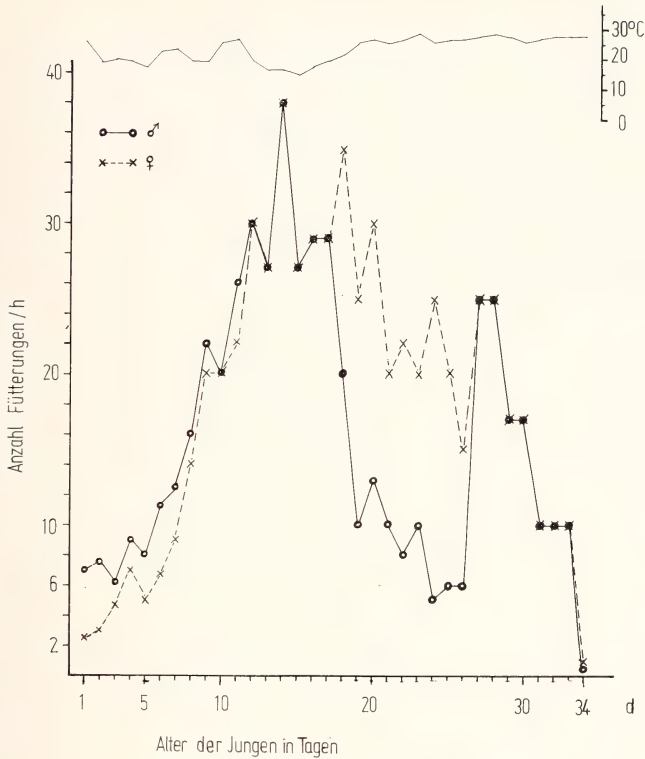


Abb. 34: Verlauf der Fütterfrequenz der SG-Eltern zwischen Schlupftag und beginnender Führungszeit. Abszisse: Alter der Brut, 13. Tag Beginn des Platzens der Kleingefiederkeile, 25.—27. Flüggewerden. Ordinate: Fütterungen pro Stunde (nach Mittelwerten 9.00—11.00 h). Am oberen Abbildungsrand der Verlauf der Raumtemperatur zu entsprechenden Tagen.

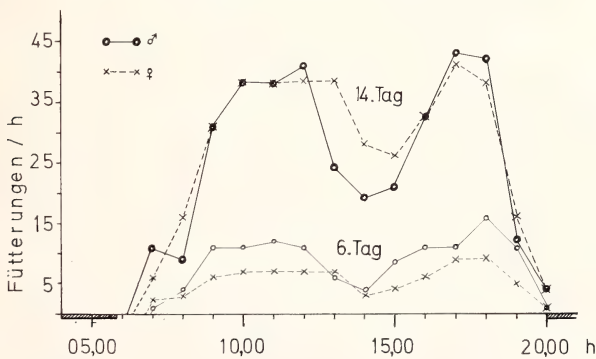


Abb. 35: Tagesrhythmus der Fütterfrequenz der SG-Eltern, 6. und 14. Tag. Abszisse: Tageszeit (Volierenbeleuchtung bis 19.30 h), Ordinate: Fütterungen pro Stunde.

Für kleine Junge wird das Futter immer gebündelt. In Volieren reichte eine Schnabelfüllung des ♂ (ca. 250 Collembolen) für 7—8 Junge, des ♀ (ca. 30 Collembolen) für 2 Junge aus. Ab dem 3.—4. Tag werden anfangs selten, später immer häufiger einzelne Beutetiere verfüttert. Die Fütterfrequenz steigt dann gewaltig an (vgl. Abb. 34). Auch im Freiland ließen sich solche „Schnellfütterungen“ (nach Löhrl 1967 a) beobachten: WG fütterten während eines kräftigen Regenschauers von 13.04—13.26 h 81-mal, entfernten sich dabei vom Nest höchstens 15 m. Meist brachten sie große Einzelbeute (Weberknechte, Trichopteren, Fliegen), bündelten dazwischen aber auch ansehnliche Portionen in kürzester Zeit.

Dazu ein Protokoll-Auszug, 28. V., WG-Nest 14: „Von 10.10—10.38 h 11 Junge (17-tägig) gewogen und markiert, 4 davon einbehalten. Bis 10.52 h das Nest wieder in ursprünglicher Position befestigt, Junge sind inzwischen sehr hungrig, sperren noch während des Hantierens, auch die 4 ausgenommenen, in einer kleinen, offenen Schachtel untergebracht. Um 10.56 h bündelt ♂ ca. 2 m neben mir in einem kleinen Fichtenbäumchen Futter, ich schiebe ihm die Schachtel hin, 2 Junge sperren stark und erhalten vom ♂ sofort das Bündel, doch sperren nun auch die 2 anderen. ♂ „stutzt“, wendet ruckartig und huscht emsig pickend etwa 80 cm am Ast zurück, hat nach 12 (!) sek ein deutlich sichtbares Collembolen- und Psocopteren-Bündel, das er den beiden anderen einschiebt. Er füttert nochmals um 11.03 h die Jungen in der Schachtel, um 11.06 h endlich die im Nest. ♀ hat mittlerweile 4-mal Futter ans Nest gebracht“.

Vom 6. Tag ab wurden in Volieren auch große Bündel (bis zu 180 mg, bei einer wechselnden Zahl von Beutetieren, vgl. bei Mehlschwalben, Gunten 1961: 30) an 1, selten 2 Junge verfüttert. Das mittlere Bündelgewicht und das von Einzelbeute blieb ab dem 8. Tag recht konstant, Maxima betrafen (ausgenommen 14. Tag) nur Einzelnes. Kleine Kerbtiere wurden, solange die Jungen im Nest saßen, nie einzeln verfüttert. Erst flügge Junge erhielten solche ab und zu.

Im Freiland zeigte ein SG-Paar besonders deutliches Wechseln von Bündel- und Einzelfütterungen: ♂ und ♀ brachten die Bündel aus hohen Kieferkronen, aber zwischendurch stießen sie vom Nestbaum aus senkrecht nach unten in dichtes Haselgebüsch und trugen von dort rasch hintereinander einzelne subadulte Eichenschrecken hoch. Das Obergurgler WG-♀ flog gezielt zu kleinen, lausbefallenen Zirbenbäumchen und bündelte große Klumpen der schwarzen Läuse. Stieß sie aber schon zu Beginn auf eine große Raupe, so trug sie diese sofort ein. — Rasch aufeinanderfolgendes Füttern mit Einzelbeute beobachteten auch Pontius (1960: 137) beim SG, Gunten (1965: 5) bei der Mehlschwalbe, Löhrl (1967: 62) beim Kleiber und (1975: 253) beim Mauerläufer.

VI.3.1.5.1. Art des Futters

Kleine Junge werden ausschließlich mit Winzigem versorgt: schon an der Suchweise läßt sich im Freiland erkennen, ob WG- und SG-Eltern Futter für kleine oder ältere Junge sammeln: werden soeben Geschlüpfte versorgt, bewegen sich die Eltern, äußerst rasch unentwegt pickend, aber ungewöhnlich „langsam“ voran. Sie halten sich öfter in Stammnähe, bei trockenem Wetter auch in Bodennähe auf; bei Regen klettern sie besonders gern an bodennahen, unbenadelten, grünbealgten Fichtenästen. Volieren-WG und -SG bündelten am 1.—2. Lebenstag ihrer Jungen fast nur Collem-bolen (bes. *Entomobrya* spp.)⁴⁾. Sie suchten nach ihnen mit solcher Ausdauer, bündelten sie dermaßen hastig (aus Klopffbeuten von regen- oder taunassen Fichtenästen), daß diese Urinsekten wohl auch im Freiland eine große Rolle für frisch geschlüpfte Junge spielen. — Gleich kleine Zikadenlarven, Psocopteren, Blattläuse und Psylliden wurden daneben kaum berücksichtigt. Winzige Spinnen und Spannerräupchen bis zu 5 mm wurden am 2. Tag regelmäßig mitgebündelt.

Für ältere Junge sammeln WG und SG rasch voranrückend, besonders im dichten Gezweig, oft auch im Schwirrflug Futter. Sie nehmen ein breites Spektrum verschiedenster Arthropoden an, lehnen aber stark sklerotisierte Formen (z. B. Käfer) unabhängig von deren Größe ab (auch von Laubsängern bekannt: vgl. Charpie 1973: 148). Die Jungen erhalten mit zunehmendem Alter immer häufiger Beutetiere, die adulte WG und SG verschmähen, wie Baumwanzen, Weberknechte, Tipuliden und andere große Zweiflügler, Ohrwürmer und Waldschaben (Ernährungsökologie, Thaler in Vorbereitung). Ebenso erhalten die Jungen größere Beute als sie die Eltern „normalerweise“ gern verzehren (besonders deutlich beim WG!).

In der Voliere fällt unangenehm auf, daß die Eltern nur bei ständig wechselndem Nahrungsangebot 5—14-tägige Junge ausreichend versorgen: wird eine — sonst sehr begehrte! — Futtersorte längere Zeit hindurch angeboten, so verweigern die Eltern die Annahme, auch wenn die Jungen sehr hungrig sind; sie bringen dann sogar weniger begehrte, aber frisch gereichte Beutetiere für eine ebenfalls nur kurze Zeitspanne (14 bis höchstens 20 min) ein. Gleiche Beobachtungen machte Löhrl (1975: 253) bei Mauerläufern. Bei Klopffbeuten differenzieren Goldhähnchen manchmal nicht nur nach Arten, sondern sogar nach Farben: einmal werden nur grüne Raupen (auch Syrphidenlarven!), dann wieder nur braune ausgelesen.

⁴⁾ Für die Bestimmung danke ich den Herren Dr. B. Hauser, Genf, und Dr. H. Neuherz, Graz.

Vom 14. Lebenstag ab nahmen die Altvögel wieder alles Angebotene durcheinander, begehrte Beute wurde dann immer verfüttert (vgl. dazu Thaler 1973).

Auch im Freiland läßt sich, unabhängig vom Angebot, ein häufiges Wechseln der Beute beobachten: Das Obergurgler WG-Paar trug z. B. am 25. VI. 31 min ständig Tipuliden ein, die massenhaft in der niederen Vegetation saßen. Dann holte es von den gleichen Stellen (meist aus Jungzirben und Wacholder) nur mehr kleine, bräunliche Spinnen (Theridiiden?). Raupen und Blattwespenlarven (spärlich) wurden zusammen mit Tipuliden und Spinnen, häufiger einzeln eingetragen. Am nächsten Tag (26. VI.) trugen ♂ und ♀ keine Tipuliden ein (5 Beobachtungsstunden), 2 Tage später (28. VI.) hingegen fast den ganzen Tag; manchmal wurden sie mit anderer Nahrung, dann wieder ausschließlich gebündelt. Ein anderes WG-Paar beflog sogar 2 getrennte Sammelstrecken: einmal entlang des Waldrandes zu 80—120 m entfernten lausbefallenen Eschen, hier fing es kleine Wanzen, Krabbenspinnen und Mücken; die andere Strecke führte 20—30 m ins Waldinnere und erbrachte langbeinige Kerbtiere (Weberknechte? Tipuliden?) und einzelne große Raupen.

Deckert (1964: 222) beobachtete bei fütternden Kohlmeisen ein Ausnützen günstiger Futterquellen, „denn sie brachten vielfach immer wieder das gleiche Futter“, Mehlschwalben verfüttern ihren Jungen verschiedenfarbige Futterballen, die vorwiegend eine Tierart enthalten (Gunten 1961: 30). Vielleicht dürfte auch dort eine vom Angebot unabhängige Wahl aus einem breiten Beutespektrum nicht auszuschließen sein. Vom Goldhähnchen werden Gradationen „schmackhafter“ Beute wohl kaum entsprechend ausgenutzt. Doch ist auch der Bruterfolg nicht vom Vorkommen bestimmter Beutetiere abhängig.

Essentiell für heranwachsende WG- und SG-Junge sind Gehäuseschnecken: in Volieren erhielten schon 4-(SG) bis 5-(WG) -tägige Junge einzelne, winzige Schneckenhäuschen. Am 10. Lebenstag wurden an 6 SG-Junge insgesamt 11 g Gehäuseschnecken verfüttert, manchmal erhielten die Jungen ausschließliche Schneckenbündel! Von 2 handaufgezogenen WG starb eines am 10. Tag, obwohl es reichlich Futterkalk erhalten hatte; sein jüngerer Geschwister zeigte rachitische Symptome (Bewegungslosigkeit bei verdrehten Extremitäten), erholte sich aber nach einigen Schneckenfütterungen innerhalb von 2 Stunden. — In Volieren wurden am 13. Tag letztmals Schnecken verfüttert. Im Freiland beobachtete ich das Obergurgler ♀ mehrmals beim Schneckensammeln für 9-tägige Junge: sie holte kleine Turmschnecken von der Basis dichter Wacholder- und Alpenrosenstämmchen, 1-mal im Schwirrflug von der überhängenden Seite eines Felsblocks. In einem Mittelgebirgs-Nest fanden sich im Polstermaterial 5-mm-Exemplare von *Discus rotundatus* (2), *Iphigena plicatula* (5), *Cochlodina laminata* (1),

offenbar beim Füttern danebengefallen⁵⁾. — Ich habe nie gesehen, daß in Volieren/mineralische Bestandteile verfüttert wurden (Erde, Steinchen), obwohl sich die Eltern besonders beim Schneckensuchen oft am Boden aufhielten. Auch in den WG-Mageninhaltsanalysen Palmgrens (1932: 59—62) treten sie nicht auf. Collembolen bleiben anscheinend stets attraktiv (vgl. S. 97). Sie kommen zu jeder Jahreszeit und bei jeder Witterung immer in ausreichenden Mengen vor, besonders häufig bei andauerndem naßkaltem Wetter. Gerade an solchen Tagen sind sie als rasch erreichbare Futterquelle wohl besonders wichtig.

VI.3.1.5.2. Zubereitung

Das Futter für kleine Junge wird nicht zubereitet; die winzigen Objekte werden im Schnabelgrund gesammelt und gleichzeitig stark eingespeichelt: je länger ein Elter sammelt, umso „flüssiger“ wird das endlich hochgetragene Bündel. Wurde ein SG-♂ mit vollem Schnabel mehrere Minuten von seinen Jungen ferngehalten, so erschien beim Hochtragen an der Schnabelspitze ein Collembolen-durchsetzter Speicheltropfen.

Größere, zu mehreren gebündelte Objekte (z. B. 5—7 mm große Spinnen u. ä.) werden beim Fangen/Zupacken getötet, selten wird das ganze Bündel andeutungsweise gegen einen Ast gedrückt. Sobald aber einzelne, große Beutetiere verfüttert werden, beginnt eine gründliche Zubereitung: Raupen, geflügelte Insekten und Spinnen werden so lange „totgeschlagen“ (vgl. dazu Löhrl 1975), bis die Extremitäten entfernt sind und der Körperinhalt austritt. Auch frisch gehäutete Heimchen werden 20—30 sek derart bearbeitet. Andere Behandlungsweisen, wie Zerbeißen oder wirkungsvolles Zerquetschen mit den Schnabelrändern (bei Körnerfressern), Zerpupfen (bei Pariden), gibt es bei Goldhähnchen nicht. Das „stückweise Verfüttern“ einer Raupe (Pontius 1960: 136) ist eine Fehlbeobachtung. Die Raupe wurde in diesem Fall ausgedrückt (vgl. auch VII.1., 4. Tag). Vom 13. Lebenstag an läßt die zeitraubende Vorbehandlung des Futter nach: erst werden noch sperrige Sprungbeine und Flügel abgeschlagen, dann erhalten die Jungen die Brocken ohne Bearbeitung so, wie sie der Altvogel selbst nie verschlingt (vgl. Löhrl 1967 a: 60 beim Kleiber). In der Voliere „fädelt“ das SG-♀ 16-tägigen Jungen 4—5 cm große Stabheuschreckenlarven wie Spannerraupe ein, doch begannen die lebenden Schrecken spätestens im Schlund des Jungen sich zu wehren und rücklings herauszukriechen. Manchmal schob das Elter den widerspenstigen Bissen 2—3-mal ringsum in alle Jungenschnäbel, bis eines ihn endlich bewältigte. — Die Obergurgler WG

⁵⁾ Für die Bestimmung der Mollusken sei auch an dieser Stelle Herrn Prof. Dr. A. Kofler, Lienz, herzlich gedankt.

stopften 18-tägigen Jungen gebündelte Tipuliden ein, die zum Teil noch laut surrend mit den Flügeln schwirrten; die Eltern mußten manchmal kräftig nachschieben. Vereinzelt gelang auch die Flucht!

VI.3.1.6. Kot und Kotbeseitigung

WG- und SG-Junge entleeren sich normalerweise anschließend an eine Fütterung. Kleine Junge produzieren nach jeweils 1,7—2,5 Fütterungen einen festen, membranumgebenen Kotballen, etwa 1,1-mal/h. Ab dem 8.—9. Tag erfolgt die Defäkation langsamer, 0,9—0,7-mal/h, erst nach 7,5 (9. Tag) bis 15 (14. Tag) Fütterungen. Löhrl (1967: 64) führt die beim Kleiber ähnliche Veränderung der Rhythmik darauf zurück, daß öfter unergiebigere Einzeltiere verfüttert werden. Doch setzten auch handaufgezogene Junge, die alle 10 min sattgefüttert wurden, erst nach 9—10 Fütterungen einen Ballen ab. — Mehrere aufeinanderfolgende Blattlaus-Fütterungen scheinen den Stoffwechsel anzuregen, doch gibt es anschließend umso längere „Pausen“. Größte Kotballen gab es bei WG am 15., bei SG am 14. Lebenstag: je 470 mg (= 5,4 % des max. Jungengewichtes).

Kleine Junge präsentieren die Ballen auf hochgehobener Kloake, ab dem 13. Tag stemmen sie den Hinterkörper bis zum Nestrand. Vom 15. Tag ab können sie den Kot darüber hinausschieben, wenn gerade kein Elter zur Stelle ist.

In Volieren verschlangen WG- und SG-Eltern den Jungenkot während der ersten 3 Tage. Am 4. Tag trugen SG-♂♀ ab 10 h den Kot des Erstgeschlüpften aus, schluckten den übrigen. Die kleinen Kotstückchen des Letztgeschlüpften schluckten sie noch an dessen 4. Lebenstag, während sie also schon volle 2 Tage allen übrigen Kot austrugen.

Nach Volierenbeobachtungen scheinen die Eltern 1—2-tägige Junge zum Kotabgeben anzuregen: bei SG gelangen 11 Beobachtungen, in denen sie, sobald ein Junges seine Kloake hochschob, leise knacksend gegen diese pickten (vgl. auch VII.1., 1. Tag). Zwar waren die Faeces deutlich durch die Haut zu erkennen, doch pickten die Eltern stets gegen das undurchsichtige Kloakenzentrum. Das „bepickte“ Junge gab jedesmal explosionsartig rasch Kot ab. Vielleicht bedürfen sehr kleine Junge solcher Hilfe, ich konnte erst am 3. Tag „selbständige“ Defäkation sehen. Bei WG sah und hörte ich gleiche Bewegungen, konnte aber nicht bis zum Muldengrund sehen.

Volieren-SG und -WG trugen die Kotballen stets direkt, ohne Umwege, zu einem möglichst nestfernen Ast, streiften sie dort ab (vgl. aber dagegen Thielcke & Thielcke 1964 bei Amseln, Löhrl 1975 beim Mauerläufer). SG-♂♀

benützten dazu jeweils verschiedene Äste, die höchstens an 2 aufeinanderfolgenden Tagen zur Ablage dienten; dann suchten sie neue, auch wenn der vorherige allabendlich gesäubert wurde. Sie wählten möglichst waagrechte, daumenstarke, unbenadelte Zweige (ähnlich dem Trauerschnäpper, Curio 1959: 83). — Freilandpaare schafften den Kot verschieden weit weg: Das Obergurgler ♂ immer zu einer 7 m entfernten Krüppelzirbe, deren stärkere Äste zuletzt dicht mit Kotballen bedeckt waren. Das ♀ trug die Ballen 17—20 m weg, deponierte sie auf 3 verschiedenen Zirben. Ein WG-Paar trug die Ballen steil nach oben in die Nachbarfichte, eines legte ihn bodennah auf kleinen Fichtenbäumchen in ca. 10 m Entfernung ab. Grundsätzlich wurden die Ballen auf denselben Routen weggeschafft, die die Eltern auch zur Nahrungssuche befliegen, und dort abgelegt, wo dann mit der Futtersuche begonnen wurde. Dem Ablegen folgte meist Schnabelreiben, auch Schütteln.

Abweichende Beobachtungen gelangen an einem WG-Paar: mehrmals verlor das ♀ Kotballen im Flug, sie trug fast immer 2, manchmal sogar 4 gleichzeitig weg. Das ♂ transportierte nie Kot (7 Beobachtungsstunden), beteiligte sich auch weniger an der Fütterung (♀ fütterte in 7 Stunden 34 mal, ♂ 12 mal), versorgte erst die Flüggen ebenso eifrig wie sie (dazu Curio 1959: 85 beim Trauerschnäpper: schlecht fütternde ♂ transportieren weniger Kot ab, „... da ein ‚fauler‘ Fütterer auf lange Sicht weniger Gelegenheit hat als ein ‚fleißiger‘, Kot abzutragen“). Offenbar hat das ♀ die Ballen nicht aktiv fallengelassen, sondern die Fracht nicht bewältigt. Die übrigen Ballen streifte sie in gewohnter Weise an Zweigen ab. Das Nest (2-mal benützt, vgl. Thaler 1976) wies 2 ungewöhnlich dicke Kotlagen auf, die fast flüggen Jungen saßen in Randhöhe auf einer festgetretenen Plattform. Wahrscheinlich hat das ♂ auch während der 1. Brut sein ♀ nicht besser als bei der beobachteten 2. Brut unterstützt.

Die starke Triebbefriedigung des Kot-Beseitigens (auch Gwinner 1965) verdeutlichen Beobachtungen an Volieren-SG: sobald ein Junges die Präsentierhaltung auch nur andeutete, schluckten ♂♀ noch im Schnabel befindliches Futter, oder behielten große Brocken, die sie selbst nicht verschlingen mochten, im Schnabel und legten sie dann zusammen mit dem Ballen ab. Sie kümmerten sich um den Jungenkot selbst dann noch, als die Jungen nahezu flügge waren und außerhalb des Nestes flüssige Faeces absetzten, legten ihn aber nicht ab, sondern spuckten ihn, sich schüttelnd, irgendwo aus. WG fingen den Kot Flügger schwirrfliiegend auf und trugen ihn zum nächsten Ast. Insgesamt transportierten ♂ und ♀ nahezu gleich oft Kot.

Anscheinend löst aber nicht jede Jungen-Abscheidung dieses Verhalten aus: Volieren-WG, deren unzureichend gehuderte Junge dunkle, trockene, kaum von einer Membran umhüllte Faeces abgaben, fraßen diese anfangs

manchmal, trugen sie aber nie aus; zwar saßen sie nach dem Füttern am Nestrand, beugten sich, wenn ein Junges Präsentierhaltung zeigte, vor, ergriffen aber den Kot nicht, wischten sogar am Nestrand die leeren Schnäbel! Anscheinend muß ein Kotballen eine bestimmte Form und Farbe haben, um einen entsprechenden Auslöser darzustellen (es werden auch Gewölle nie abgetragen). Spezielle Nestreinigungshandlungen habe ich nie beobachten können. Ein Nestbodenrütteln im Sinne Deckerts (1964) ist Goldhähnchen nicht eigen — vermutlich auch nicht durchführbar, da das tiefe, enge Nest und die schon am 2. Tag übereinanderliegenden Jungen dem ♀ ein Erreichen des Nestgrundes unmöglich machen. Vielleicht stellt das „Strampeln“ hudernder WG- und SG-♀ einen Ersatz dafür dar. Die Altvögel reinigen die Nestmulde erst dann, wenn die meisten oder alle Jungen das Nest zeitweise verlassen (vgl. VII.1., 21. Tag).

VI.3.2. Die Nestlingszeit

Mit „14—17 (21)“ Tagen (Niethammer 1937, Leuzinger in Glutz v. Blotzheim 1962) bzw. „15—16“ Tagen (Palmgren 1932) ist die Nestlingszeit des WG zu kurz dargestellt. Gleiches gilt für das SG (Heft 1965: 15 Tage; Leuzinger in G. v. Blotzheim: 19—20 Tage). Schon Jourdain (1933: 107) stellt derart Widersprüchliches fest: „There is a good deal of differences in the estimates of the fledging-period of this species“ (*Regulus r.*) „which range from fourteen days to about the twenty-first day“ ... „we have a very remarkable case of an exceptionally small bird with long incubation- and fledging-periods ...“. Freiwillig verlassen WG- und SG-Junge das Nest zwischen dem 22. und dem 24. Tag, bei Störung schon am 19.—20. Tag. 17—18-tägige sind weder imstande auch nur kurze Strecken zu fliegen, noch einen Ast zu umklammern; sie fallen nach wenigen Sekunden zu Boden. Die Koordination der Bewegungen des Fliegens und Freisitzens sind noch nicht ausgereift. Das Kleingefieder ist schütter, die Federraine kaum verdeckt, manche Federfluren (Gesicht, Hals, Vorderbrust) noch nicht von den Kielen befreit.

Bis zum 18. Tag gelingt es ohne Schwierigkeit, ein WG- oder SG-Nest zu bergen, kein Junges versucht zu entkommen: man kann dabei das Nest bis zu 20 (!) min umdrehen, ohne daß eines der festgekrallten/festgekeilten Jungen losläßt und herausfällt (vgl. Bent 1964: 388, *Regulus s. satrapa*). Im Gegenteil: die Jungen drücken sich so tief und fest in die Mulde, daß mir ein mit 9 Jungen besetztes Nest bei flüchtiger Betrachtung leer erschien! Auch die Alarmlaute der Eltern bewirken keine Nestflucht. Erst wenn man einzelne Junge mit Gewalt aus der Mulde löst, beginnen sie unruhig zu werden. Ab dem 19. (?) — 20. Tag genügt es oft schon, die untersten Äste des Nestbaumes zu erklimmen, um die ganze Jungenschar aus einem 10 m höheren Nest stieben zu sehen. Auch schlechter befiederte Junge bleiben

nicht im Nest zurück, klettern mehr als sie fliegen (vgl. Pontius 1960) und sind leicht zu fangen. Sogar schlecht gefütterte Bruten sind dann störungsempfindlich: sonst pausenlos „laut“ bettelnde Junge verstummten am 19.—20. Tag schlagartig, sobald ich unter das 5 m hoch hängende Nest trat. Ein Junges fiel sogar aus dem Nest, als ich eine Bewegung machte, krallte sich aber unterhalb fest und kletterte wieder hoch.

Ungestört verlassen WG- und SG-Junge ihr Nest niemals alle zugleich. Meist zieht sich das „Flüggewerden“ über 2—3 Tage hin; Nesthäkchen veranlassen offenbar ältere, schon flügge Geschwister, das Nest auch untertags, sicher aber nachts solange aufzusuchen, bis auch sie ausfliegen. Ungestörtes Nestverlassen an nur einem Tag (in insgesamt 13 Stunden) gab es bei einem WG-Nest, das letzte gut flugfähige Junge flog erst in der Dämmerung, um 20.10 h, aus, um mit den übrigen Geschwistern ca. 2 m nestfern auf einem Ast zu übernachten. Wirklich „flügge“ WG- und SG-Junge können dann geradlinig weite Strecken fliegen, zeigen sogar schon kurzes Schwirrfiegen. Ihre Schwungfedern sind erhärtet, die Schwänzchen zwar noch deutlich kürzer, überragen aber die Spitzen der gefalteten Flügel um mindestens 1 cm. Größere Unterschiede kann die Entwicklung des Kleingefieders zeigen: bei schlecht gefütterten Bruten sind beim Nestverlassen die Kehl- und Gesichtsfedern (besonders die Augenregion) oft noch in den Federscheiden.

Flügge Junge verhalten sich anders als „Vorflügge“: sie bewegen sich mehr, verbringen bei warmem Wetter höchstens 90 min durchgehend auf Gefiederkontakt; verfrüht ausgeflogene Junge sitzen hingegen bei jeder Witterung einen Großteil des Tages bewegungslos auf engem Gefiederkontakt, betteln mit dem leisen Nestlings-Bettellaut, auch randlich Sitzende vibrieren kaum mit den Flügeln. Dagegen betteln flügge Junge mit Standortlauten und deutlichem Flügelvibrieren. Die Eltern wirken einem allzu „zerdehnten“ Nestverlassen wohl entgegen, indem sie im Nest sitzende eifriger als daneben sitzende versorgen (z. B. WG, 18. VI. 73: Eines 3 m neben dem Nest erhält 28 min lang kein Futter, ein 7 m entferntes erhält etwa alle 10 min kleine Happen; im Nest werden sie alle 5—6 min gefüttert). Gleiches ließ sich in Volieren bis zum 24. Tag beobachten (vgl. ebenso beim Mauerläufer, Löhrl 1975). — Vorflügge kehren auch nachts nicht mehr ins Nest zurück.

VI.3.2.1. Ausfliege-Termin und Gewicht

Junge WG und SG fliegen nicht mit ihrem Höchstgewicht aus, wie dies vermutlich Meisen tun (Tannenmeise: Löhrl 1974). Im Freiland und in Volieren waren die Jungen zwischen ihrem 16. und 18. Lebenstag am schwersten (SG: max. 8,6 g, WG: max. 9,2 g), beim Ausfliegen wieder deut-

lich leichter (vgl. Abb. 36, 37). 11 Junge einer etwa 16 Tage alten WG-Brut wogen 9,2 g (am spärlichsten befiedertes Junges mit noch trüben Augen) bis 7,9 g (am besten befiedertes Junges; es äußerte, angefaßt, einen rauen Standortlaut und versuchte, am Boden mit synchronen (!) Beinbewegungen vorschnellend, dabei flatternd, zu entkommen. Die übrigen krabbelten mit asynchronen Bewegungen).

Bei handaufgezogenen WG- und SG-Jungen und bei den Volierenbruten ließ sich eine Abnahme des Appetites ab dem 15. (SG) — 16. (WG) Lebens- tag beobachten, nach dem Flüggewerden stieg er wieder an.

VI.3.3. Die Führungszeit

WG- und SG-Junge werden nach dem Nestverlassen noch einige Zeit gefüttert, wahrscheinlich darüber hinaus noch geführt. Palmgren 1932 beobachtet ein Füttern flügger WG-Junger bis zum 38. Lebenstag. — Volieren-SG fütterten ihre Jungen bis zum 34. und führten sie bis zum 52. Lebenstag.

Beste Beobachtungsmöglichkeit über den Verbleib der Jungen bot Obergurgl (Beobachtungsgebiet 9). Das 20 ha große Gebiet wurde vom 12. V. bis zum 30. VIII. 1969 nur von einem Brutpaar (σ^7 markiert) und seinen beiden Bruten besiedelt. Dadurch sind Fehlbeobachtungen auszuschließen, die in dichter besetzten, unübersichtlichen Waldgebieten sonst unvermeidbar sind, vgl. auch III.3. Demnach wurden die Jungen der Erstbrut mindestens 12 Tage nach dem Ausfliegen (29. VI. — 11. VII.), die der Zweitbrut mindestens 14 Tage (17.—31. VIII.) gefüttert. Beide Bruten haben das engere Brutrevier erst ca. 30 Tage nach dem Ausfliegen verlassen und sich bis zum 31. VIII. an verschiedenen Stellen aufgehalten; sie haben sich vermutlich erst am 7.—8. IX. zusammengeschlossen, gleichzeitig trafen erste Zuzügler (Wegzug) ein.

In dichter besiedelten Gebieten schließen sich mehr oder minder gleichaltrige WG-Jungenschwärme bald nach dem Flüggewerden, oft noch vor dem Selbständigwerden zusammen: Im Beobachtungsgebiet 1 wurden einige Junge eines 31-köpfigen Schwarms von einem Altvogel (σ^7 in Vollmauser) in 10-min-Abständen gefüttert. Alle Jungen jagten gewandt, bettelten kaum. Die fast gleichzeitig flüggen Jungen zweier SG-Bruten schlossen sich nie zusammen, obwohl die Nester kaum 100 m voneinander entfernt waren.

Reviergrenzen werden von WG- und SG-Jungen jederzeit überschritten, ohne daß sie von den Nachbarn behelligt werden. Spätbruten können dabei von den Eltern begleitet werden, doch rücken sie für längere Zeit nur im eigenen Revier zusammen. Gemischte WG/SG-Jungenschwärme habe ich erst zu Beginn der Jugendmauser beobachtet.

Das „Führen“ selbständiger Junger ist im Freiland schwer erkennbar. Flüge Jungenschwärme werden oft von einem Altvogel begleitet (seltener zwei), der besonders viel ruft (Alarm-, Bündellaute, auch leisen Reviergesang, vgl. dazu auch den lang andauernden Familienzusammenhalt beim Gartenrotschwanz, Löhrl 1976). — Eine Beobachtung im BG 1 könnte als Beispiel dienen: am 7. VI., 13.00 h, dösten 6 selbständige Junge auf Gefiederkontakt. Wenig später kletterte ca. 15 m entfernt ein Eichhörnchen, gleichzeitig stieß ein Altvogel unter Alarm- und Haßlauten auf die Jungen herab und vollführte knapp vor ihnen prasselnde Schwenkflüge, bis die Jungen abflogen. Ein zweiter verfolgte das Hörnchen mit Haßlauten. 2 Junge näherten sich neugierig dem Hörnchen, die anderen suchten einen neuen Ruheplatz auf (vgl. VI.3.6., auch VII.1., 47.—50. Tag). (Am 28. VII. entdeckte ich wenige Meter entfernt ein WG-Nest mit fast flüggen Jungen; Eichhörnchen werden außerhalb der Brutzeit kaum verwarnt!).

VI.3.4. Zweitbruten bzw. Nachgelege

Nach Freiland- und Volierenbeobachtungen wird auch noch zu fortgeschrittener Jahreszeit gebrütet, selbst wenn die Eltern bereits mit der Großgefiedermauser begonnen haben. Zumindest die ♂ können nach Wegnahme bzw. Plünderung des Geleges, wie auch Curio (1959: 53) beim Trauerschnäpper beobachtete, „gleichsam von einer Minute zur anderen auf Balz umschalten“; Volieren-WG- und SG-♂ blieben in Balzstimmung, solange ihre ♀ brüteten. So stimulieren sie vielleicht die ♀ zu einem zweiten Nestbau, sobald die Jungen nicht mehr gehudert werden, das ♂ also die Aufzucht auch allein bewältigen kann. — Palmgren (1932: 104, 109) beobachtete 2 Schachtelbruten beim WG. Eine sichere Freilandbeobachtung gelang mir in Obergurgl: das Nest für die Zweitbrut wurde gebaut, bevor die Jungen der Erstbrut flügge wurden; Baubeginn war vermutlich zwischen 10. und 25. V.; ab dem 5.—6. VII. betreute allein das ♂ die Erstbrut.

2 WG-Zweitbruten fanden (wohl eher ausnahmsweise?) im Erstnest statt; 5 Tage nach dem Ausfliegen der Erstbrut begann die zweite Eiablage.

Pontius' Beobachtungen beim SG lassen ebenfalls eine Schachtelbrut vermuten (1960: 137): „Als die Jungen 9—11 Tage alt waren, erschien ♀ nur noch früh, mittags und abends kurz um 1—2-mal zu füttern ... Dagegen fütterte ♂ ... jetzt noch viel häufiger, oftmals alle 2—3 Minuten“.

VII. POSTEMBRYONALE ENTWICKLUNG

Abb. 36—42

Die Entwicklungsdaten wurden besonders nach je einer Volierenbrut von WG und SG zusammengestellt (8 WG, 7 SG), dazu wurden noch folgende Junge beobachtet: 7 WG vom 1. bis 3. Lebenstag, 2 WG vom 1. bis 5. Tag, 12 WG vom 7. Tag bis zum Selbständigwerden. — 11 SG vom 1. bis 3. Lebenstag, 3 vom 1. bis 6., 9 SG vom 12. Tag bis zum Selbständigwerden.

Zusätzlich wurden die Daten zweier Zaunkönig-Nestlinge (♂♀), die ich vom 2. Lebenstag an aufgezogen habe, verwendet (Abb. 36, 42). Deren Entwicklungsgang kontrollierte ich alle 2 Tage anhand ihrer 5 im Freilandnest belassenen Geschwister; er verlief synchron, wobei sogar die Ausfliege-Termine auf die Tagesstunde genau mit der Naturbrut übereinstimmten.

VII.1. Postembryonale Entwicklung beim Sommergoldhähnchen (nach Volierenbrut 1972)

Junge, 1. Tag: Rosafarben, nackt bis auf 4 Büschel Nestdunen, je 2 über der Augenregion und am Hinterkopf. Augenlider verschlossen (vgl. dazu Koenig 1973: 46). Gehörgänge nur als schwache Einsenkung erkennbar. Sperrachen hellorange gefärbt. Der Eizahn, eine winzige helle Schuppe an der Schnabelspitze, verschwindet, wenn die Nestdunen trocken sind (trocknet wohl ein).

Gleich nach dem (beim?) Schlupf stößt der Nestling einen leisen „Hip“-Laut (Thielcke 1965) alle 3—5 sek aus, schweigt nur kurz während/nach der Fütterung. Der Laut ist etwa 3 m weit hörbar. Liegt embryonal gekrümmt, zuckt beim „Hip“ mit dem ganzen Körper; sperrt bis zu 5 sek senkrecht, ohne zu zittern, nach oben, kippt seitlich um. Das Sperren wird durch Nesterschütterung (anfliegendes Elter) oder Kontakt mit einem umkippenden Nestgeschwister ausgelöst, nicht durch abstreichendes ♀. Spontaner Sperren wurde nicht beobachtet. Vor der Kot-Abgabe schiebt sich der Nestling mit langsamen Seitwärtsbewegungen etwas hoch, stützt sich dabei auf Flügelbüge und Hals-Kopf. Der Enddarminhalt ist durch die durchscheinende Haut deutlich sichtbar.

Eltern: Beide füttern fast ausschließlich Collembolen. ♂ bündelt jedesmal ca. 90—120, ♀ 15—20, doch nicht bei jedem Nestverlassen. Beim Hochtragen ist der Schnabel geschlossen, an der Schnabelspitze des ♂ hängt oft ein Speicheltröpfchen. Die Eltern fressen selbst nur größte Brocken, schlingen hastig, oft ohne totzuschlagen. Mit einem ♂-Bündel werden

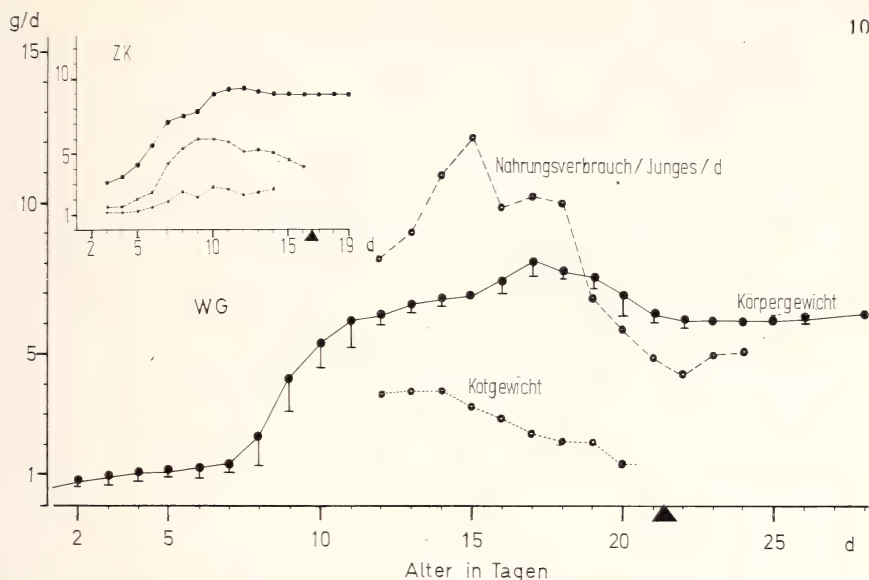


Abb. 36: Gewichtsentwicklung von 11 WG-Nestlingen zwischen Schlupf und beginnender Führungszeit nach Volierenbruten und Handaufgezogenen. Abszisse: Lebenstage, der Pfeil bezeichnet das Flüggewerden; Ordinate: g/Tag. Durchgezogene Linie: Maximalwerte des Körpergewichts, die senkrechte Linie bedeutet die Spannweite. Unterbrochene Linie: täglicher Nahrungsverbrauch (Mittelwerte, $n = 3$). Punktierte Linie: Kotgewichte (Mittelwerte, $n = 3$). Das Teilbild links oben zeigt zum Vergleich die Gewichtsentwicklung eines Zaunkönig-♂ (gleiche Symbole).

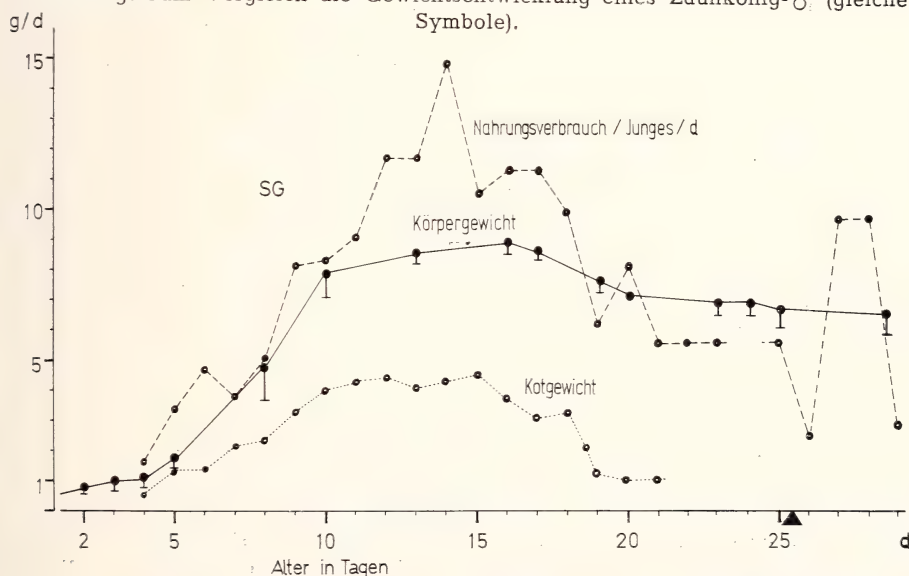


Abb. 37: Gewichtsentwicklung von 16 SG-Nestlingen zwischen Schlupf und beginnender Führungszeit nach Volierenbruten und Handaufgezogenen. Symbole vgl. Abb. 36; Nahrungsverbrauchs- und Kotgewichts-Mittel, $n = 6$.

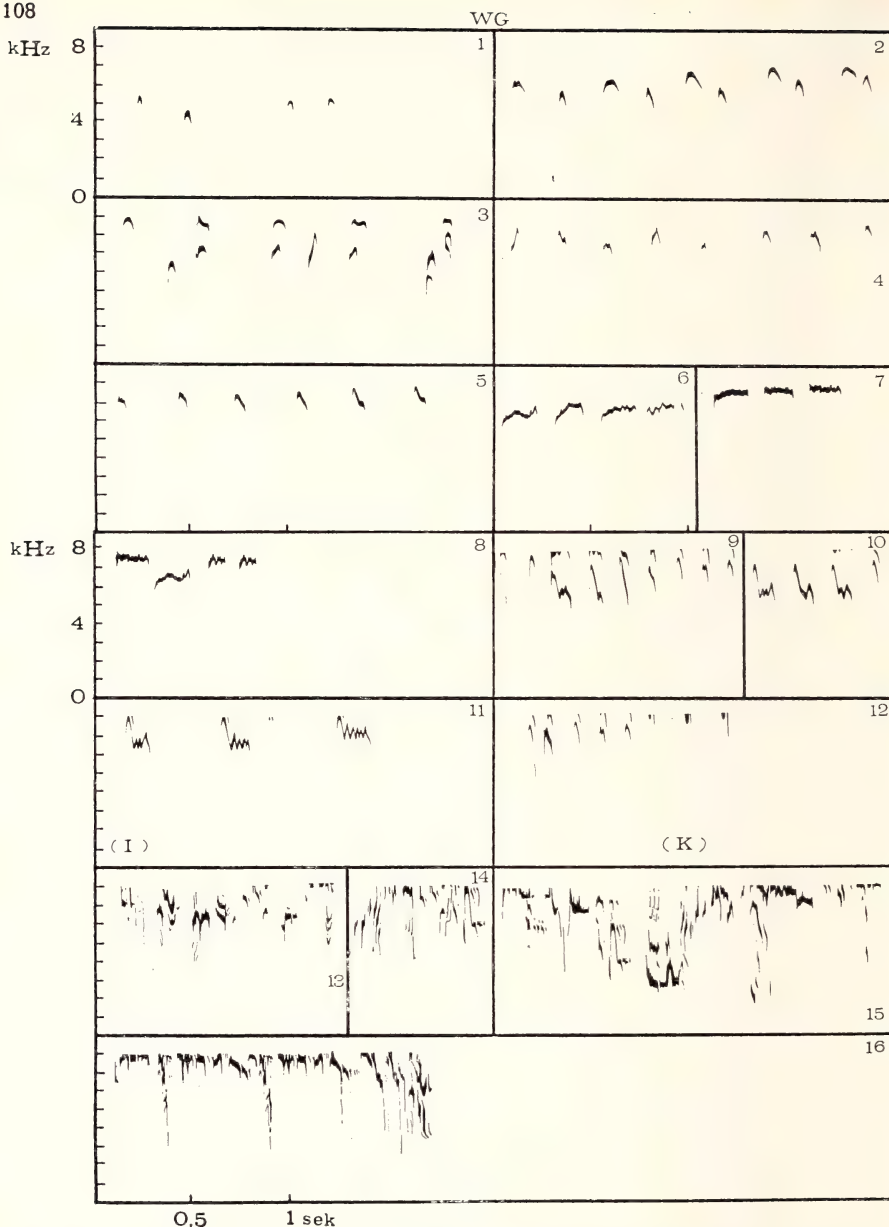


Abb. 38/1—16: Lautäußerungen junger WG. 1: Hip-Laute, Schlupftag. 2: Hip-Laut 5. Tag. 3—8: Bettellaute. 3: 6. Tag. 4: 7. Tag. 5: 9. Tag. 6: 12. Tag. 7: 14. Tag. 8: 16. Tag (in der Tonhöhe variierend!). 9: 18.—20. Tag (beginnende Standortlaute). 11: energischer Standortlaut eines hungrigen Jungen, 23. Tag. 12: erste Zusammenrücklaute, 25. Tag. 13, 14: Jugendgesang zweier ♂, 49. Tag. 15: ♂-Schnörkel am 82. Tag. 16: an Reviergesang anklingende Plauderpassage, ♂, 5 Monate.

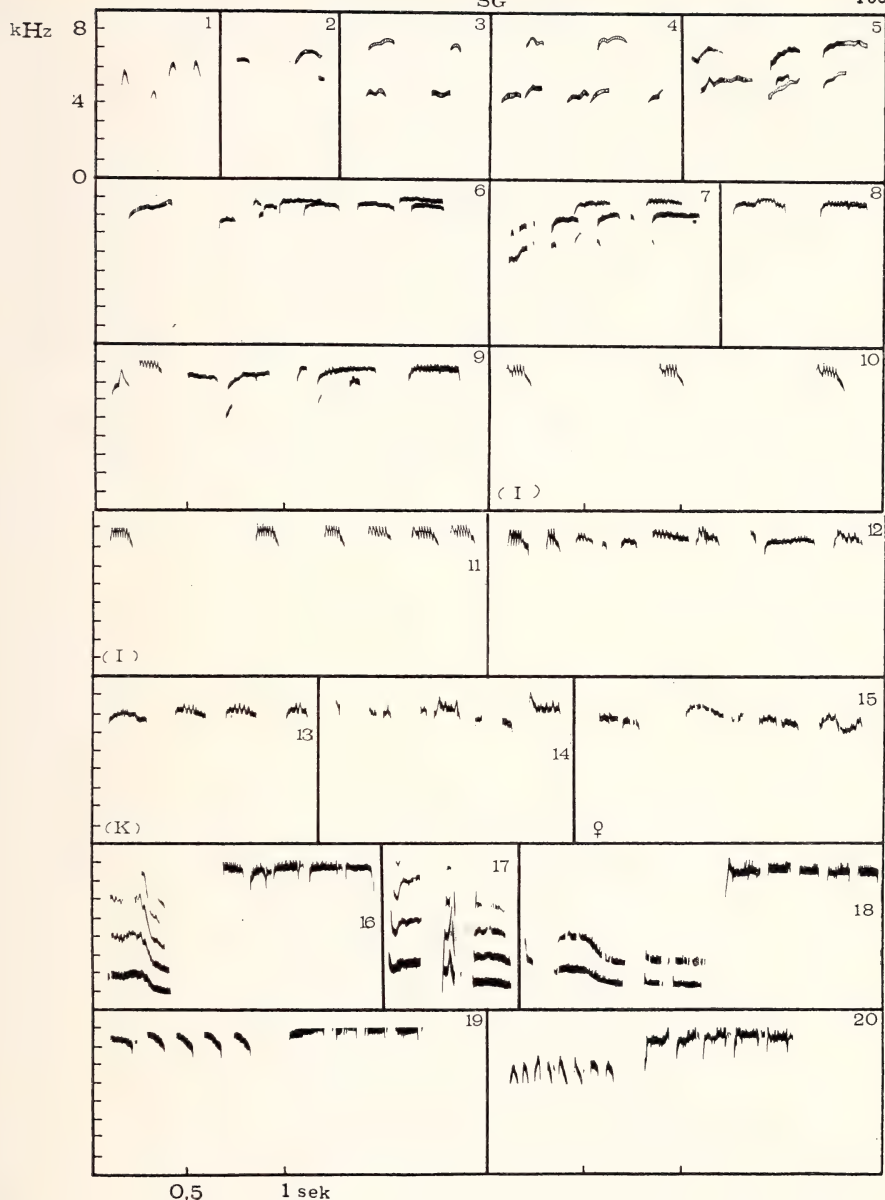
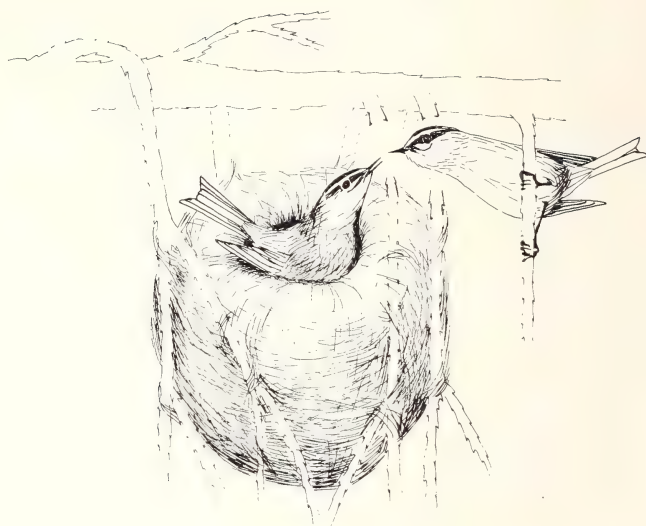


Abb. 39/1—20: Lautäußerungen junger SG. 1—3: Hip-Läufe. 1: Schlupftag. 2: 3. Tag. 3: 4. Tag. 4—8: Bettellaute. 4: 5. Tag. 5: 7. Tag. 6: 9. Tag. 7: 14. Tag, beachte die ansteigende Lautfolge. 8: 15. Tag. 9: 17. Tag, Übergang zum Standortlaut. 10—12: Standortlaute. 10: 19. Tag. 11: 23. Tag, bei Hunger. 12: 25. Tag, bei Hunger mit Bettellaute. 13: Zusammenrücklaute, 25. Tag. 14: Fragmente von Jugendgesang, 32. Tag. 15: ♀-Jugendgesang, 40. Tag. 16—18: ♂-Plaudergesang, „Ei-Weia“!, 5 Monate. 19, 20: ♂-Reviergesang (Strophentyp V), 9 Monate.

40



41

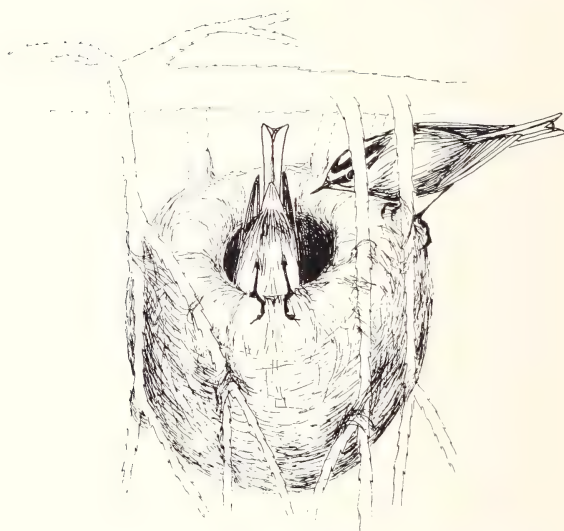


Abb. 40—41: Fütterung Frischgeschlüpfter, SG. 40: Futterübergabe an das ♀ (Collembolen sind im Schnabelgrund des ♂ verborgen, kenntlich an den gesträubten Kehlfedern). 41: Weitergabe an die Jungen (♀ in die Mulde gebeugt, ♂ wartet „mit vollem Schnabel“).

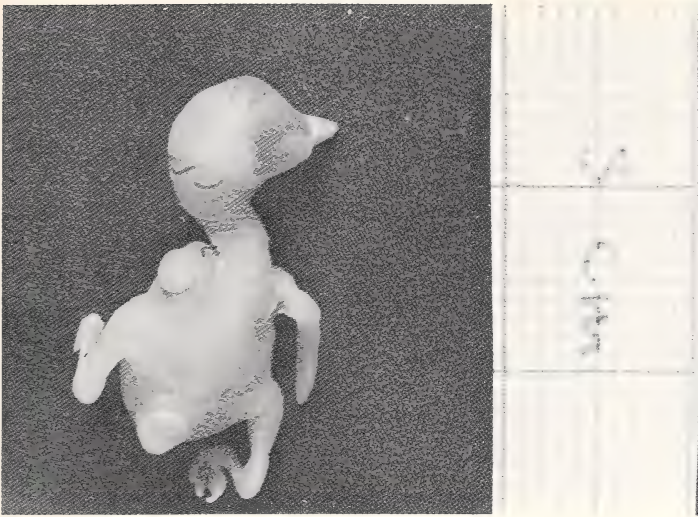


Foto 7: Frischgeschlüpfter Wintergoldhähnchen-Nestling, die 4 Dunenbüschel sind noch verklebt

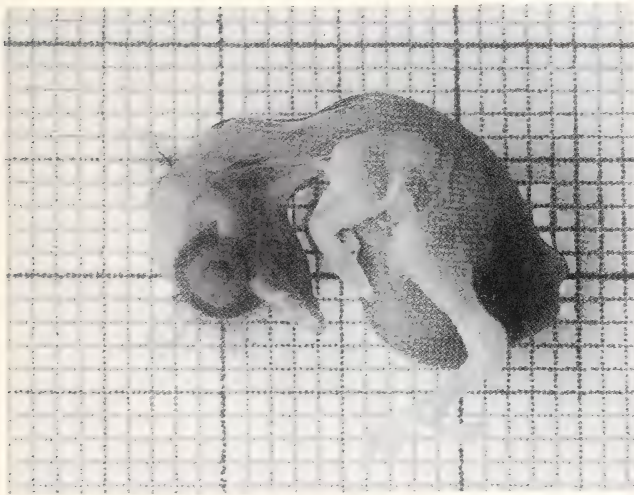


Foto 8: Eintägiger Sommergoldhähnchen-Nestling

5 Junge versorgt, ♀ füttert jeweils 1—2 Junge. Eischalen trägt ♀, weniger oft ♂, aus, schleudert sie mit heftigem Schütteln/Schnabelreiben weg; ♂ stößt sie durch die Gitterstäbe. Frischgeschlüpfte werden nach 7—9 min das erstmal gefüttert, zuerst vom ♀: er übergibt ihr sein Bündel portionsweise, schiebt die speichelverklumpten Collembolen mit der Zunge nach vorn; ♀ pickt winzige Happen von seiner Schnabelspitze und verfüttert sie, während er reglos, mit waagrecht ausgestrecktem Schnabel solange verharrt (Abb. 40, 41). Nur wenn ♀ abfliegt, füttert ♂ selbst. Beide Eltern stehen dabei an bestimmten Stellen des Nestrandes (die während der ganzen Fütterungszeit beibehalten werden) und beugen sich tief in die Mulde (Abb. 41). Eine Fütterung währt 3—7 min (Junge sperren nie gleichzeitig), verläuft langsam/vorsichtig, die Eltern schieben die Happen tief in den Jungenschlund, halten dabei ihren Schnabel ca. 90° gegen den des Jungen verdreht (vgl. Gwinner 1965: 171 beim Kolkraben; auch Löhrl 1967 a: 61, Abb. 30 beim Kleiber) und sondern beim Füttern ständig Speichel ab. Zeigt ein Junges Andeutung der Defäkationshaltung, so hält das Elter sofort inne, fixiert vorgebeugt monokular, pickt dann knacksend mehrmals rasch hintereinander gegen die Jungen-Kloake. Stets erfolgt sofort der Kot-Austritt. Das Elter faßt den Ballen, schluckt ihn (oft zusammen mit noch im Schnabel befindlicher Nahrung). Nimmt ♀ Kot ab, so hudert sie sich anschließend sofort ein, schiebt das ♂ dann beiseite.

Beide Eltern bündeln und tragen das Futter mit Bündellauten, ♂ manchmal mit sehr leisem Reviergesang hoch, beide füttern aber stumm. Schlafende Junge werden nicht geweckt.

2. Tag: „Hip“-Laut leise, erfolgt in Abständen von 10 bis ca. 90 sek; erst jetzt schlüpfende Junge machen sich sogleich mit stärkerem, regelmäßig abfolgendem „Hip“ bemerkbar. Sonst wie 1. Tag.

Eltern: ♀ bringt nun nach jedem Ausflug Futter, bündelt aber viel weniger, wendet dafür höchstens 20 sek auf.

3. Tag: „Hip“-Laut kaum 1 m weit hörbar, in großen Abständen (bis zu 30 min), in rascherer Abfolge, wenn ♀ strampelt oder längere Zeit nicht hudert. Großgefiederfluren markieren sich als zarte, bläuliche Linien, Sperrachen leuchtend orange. Junge liegen embryonal gekrümmt oder mit dem Kopf auf dem Rücken eines Geschwisters; zu sieb liegen sie bereits übereinander. Sie sperren bis zu 6 sek senkrecht nach oben, nach ♀-Strampeln manchmal alle zugleich. Die Defäkationsstellung ist nun sehr deutlich, unten liegende schieben sich energisch rücklings hoch, „stehen“ dabei „kopf“.

Eltern: es wird bereits größeres Futter gebündelt (z. B. 5-mm-Wachsmottenrüpchen). Es bleibt beim Hochtragen weiterhin unsichtbar, vgl. auch Adams (1966: 243) beim SG; Bent (1964: 388) vermutet deshalb für *R. satrapa*: ... „regurgitating partly digested food“. Beim ♂ sind manchmal die Kehlfedern gesträubt (Abb. 40). — Eine Fütterung währt ca. 1 min, sie ver-

kürzt sich bei Kot-Übernahme. ♂ übergibt ♀ stets einen Teil, verfüttert den Rest selbst. Als das letzte Junge um 17.10 h schlüpfte, wurde es 8 min später von ♂ und ♀ bevorzugt gefüttert (ausschließlich mit Collembolen), obwohl daneben 3 weitere sperren.

♀ strampelt nun zunehmend häufiger nach dem Einschlüpfen und knapp vor dem Ausschlüpfen, immer 3—5 sek; sie bewegt dabei die Beine langsamer als beim Nestbau-Strampeln, ca. 2-mal/sek. (Ein WG, dem ich SG-Junge unterschob, verletzte 3-tägige und tötete ein frischgeschlüpfte offenbar beim Strampeln. Sie trug einen Aluminiumring. Die Jungen wiesen aufgerissene Flankenhaut, blutunterlaufene Köpfe und Flügel auf.)

4. Tag: Großgefiederfluren deutlich abgesetzt, Kleingefiederfluren markieren sich als dunkle Felder. Junge lassen ein sehr leises, nunmehr etwas gedehntes „Hip“ am Ende längerer Fütter-Perioden oder beim Strampeln hören. Sie verstummen, sobald ♀ hudert. Öfter sperren alle gleichzeitig bis zu 10 sek. Satt, „unterkriechen“ sie einander: sie wühlen sich im Kreuzgang unter die Geschwister, es sind höchstens 4 Junge sichtbar. Letztgeschlüpfte liegt fast immer obenauf. Kot wird (nur?) ohne Eltern-Picken abgegeben. Junge klammern sich bereits erstaunlich fest an Nestgrund/-wand an.

Eltern: verfüttern erstmals Schneckenhäuschen und Heimchen im 1.—2. Häutungsstadium. Sie bringen manchmal einzelne, größere Beute: ♂ kommt mit einer stark zerschlagenen 2-cm-Raupe, schiebt sie nacheinander 5 Jungen in den Schlund, zieht sie aber immer wieder hoch, frißt die ausgequetschte, leere Haut endlich selbst (vgl. bei Pontius 1960: 136 ... „stückweises Verfüttern“). — Eltern kommen zunehmend häufiger alternierend ans Nest. ♂ bietet ♀ Futter nicht an, übergibt aber, wenn sie insistiert. Junge erhalten die Portionen nun rasch, ohne besondere Umstände eingeschoben, eine Fütterung währt höchstens 30 sek. Sperren satte Junge nicht gleich, so beginnt das Elter am Nestrand sehr rasch auf und ab zu hopsen (3—4-mal/sek), versetzt so das Nest in Schwingung; sofort reagieren die Jungen mit heftigem Sperren. — Der Kot des Erstgeschlüpfen wird ausgetragen, nicht mehr verschluckt.

5. Tag: Rücken- und Bauchfluren deutlich markiert, Kopfflur angedeutet. Gedehnter „Hip“-Laut auch in unmittelbarer Nähe kaum vernehmbar. Während längerer Fütterperioden unterkriechen die Jungen einander ständig, das Nest ist immer in Bewegung, das Erstgeschlüpfte stemmt dabei kleinere Junge hoch. Hopst ein Elter am Nestrand, erscheinen blitzschnell auch die Köpfe eben untergetauchter Junger, sperren aber tiefer unten.

Eltern: Insgesamt werden 38 Schneckenhäuschen (1,1 g) verfüttert. Die Futterbündel bestehen nicht nur aus Collembolen, sondern sind mit Größerem durchmischt. Größere Einzeltiere werden bis zu 90 sek totge-

schlagen. Ein ♂-Bündel wird auf 3—4 Junge aufgeteilt, ♀-Bündel auf 2, sie sind immer kleiner. Das Futter ist nun im Schnabel des Elters sichtbar.

♂ und ♀ füttern alternierend, ♀ erbettelt selten vom ♂ Futter. Eine Fütterung währt 2—8 sek. Folgen mehrere rasch aufeinander, so nimmt das Nestrand-Hopsen zu; satte Junge werden nicht durch Laute zum Sperren animiert, beide Eltern füttern (bzw. hopsen) stumm. Doch sammeln sie das Futter mit Futtertrage-Lauten, ♂ manchmal mit leisem Reviergesang (bei Trennung manchmal mit Aufregungs- und Neststimmlauten).

6. Tag: Der Augenspalt markiert sich, der Kopf dunkelt beim Erstgeschlüpfen. Die Jungen rufen nur, während sie gefüttert werden (und manchmal bei ♀-Strampeln), mit langgezogenem, sehr leisem sii-sii-sii, der Laut hat nun Bettelfunktion (vgl. Abb. 38, 39). Letztgeschlüpfte liegt fast immer zuoberst, erhält offenbar ausreichend Futter, es ist nahezu gleich groß wie 1,5 Tage ältere Geschwister und etwa halb so groß wie das Erstgeschlüpfte. Alle sperren immer gleichzeitig bis zu 20 sek, zittern leicht mit hochgerecktem Hals, schlucken sehr kleine Happen nicht sofort, sie „sperren nach“. In Defäkationsstellung verharren sie unbeweglich bis zu 15 sek, wenn solange kein Elter kommt.

Eltern: 1,8 g Schneckenhäuschen, sie werden stets dazu-, nicht ausschließlich gebündelt. Die Eltern zeigen sich wählerisch und trachten, aus Klopfbeuten möglichst viele Tiere einer Art (und möglichst gleicher Farbe) zu fangen. So werden bei gleichem Angebot einmal nur Spinnen, dann nur Raupen gebündelt. Auch Weberknechte werden berücksichtigt (von Adulten sonst verschmäht!). Ein Bündel wird auf 2 Junge aufgeteilt. ♂ und ♀ füttern alternierend, bei zufälligem Zusammentreffen weicht ♂ aus (♀ droht manchmal mit Scheitel), oder er füttert geduckt, flügelvibrierend mit leisen Distanz-Lauten. Beim Anfliegen und Verlassen des Nestes benützen ♂ und ♀ jeweils verschiedene Pässe (bis zum Flüggewerden, vgl. auch Adams 1966: 243).

♀ beginnt um 9.00 h Spinnstoff zu reißen, trägt ihn im Zeigeflug, reibt ab und verspannt mehrmals, füttert solange nicht (♂ füttert sofort doppelt so oft!). Ab 13.00 h kein Nestbauverhalten mehr, Fütterbetrieb wie zuvor. Sämtlicher Kot wird abtransportiert und säuberlich nebeneinander auf dicken Ästen abgelegt.

7. Tag: Die stärker gedunkelten Köpfe wirken „rauh“, Kielspitzen des Großgefieders durchbrechen die Haut. Gehörgänge vertieft, Augenspalt gut sichtbar, aber noch geschlossen. Die Bettellaute sind fast unhörbar. Junge sperren nur auf Nesterschütterung, nicht mehr auf Bewegungen der Nestgeschwister. Gefüttert, legen sie die Schnäbel der Nestwand an, 4 größere Junge erreichen dabei fast den Rand. Bei einer Zimmertemperatur von 26° C wird kaum unterkrochen. Junge zucken im Schlaf heftig mit Kopf und Extremitäten.

Eltern: 2,6 g Schneckenhäuschen. Es werden kleinere Bündel, dafür aber mehr Einzeltiere verfüttert; das Gewicht der Bündel und Einzeltiere ist meist konstant (ca. 90 mg), Maxima betreffen Einzelnes (300—400 mg). ♂ und ♀ füttern alternierend; wenn ♂ bei attraktivem Futter lockt, verläßt ♀ immer sofort das Nest.

8. Tag: Kielspitzen des Kleingefieders brechen auf Kopf/Rücken/Bauch durch die Haut. Augenspalt schimmert bei Erstgeschlüpfem während des Bettelns feucht. Unterkrochen wird nur in den frühen Morgenstunden, dann legen die Jungen in Fütter-Pausen den Schnabel am Nestrand auf und hecheln, sperren aber sofort, wenn ein Elter landet. — Letztgeschlüpfes bleibt ab Mittag unsichtbar. Bei der Defäkationsstellung wird die Kloake fast auf Nestrand-Niveau gehoben.

Etwa ab 18.00 h setzen Junge unter den Kleingefiederfluren Fettdepots an (die am nächsten Morgen abgebaut sind!).

Eltern: 3 g Schneckenhäuschen. 1 Fütterung gilt meist nur einem Jungen (auch mit Bündeln!), währt kaum 1 sek. Ein Nestrand-Hopsen kommt kaum vor, Junge sind ständig hungrig.

♀ übernachtet letztmals im Nest.

9. Tag: Junge haben die endgültige Körpergröße erreicht, die Extremitäten sind noch nicht ausgewachsen. Der Augenspalt bleibt während der Fütterung gering geöffnet. Häufiges Hecheln bei reihum dem Nestrand aufgelegten Schnäbeln. Der Rücken beginnt zu dunkeln.

Junge lassen sich nur gewaltsam aus dem Nest heben: sie verkrallen sich mit beiden Füßen im Polstermaterial, halten Erfasstes krampfhaft umklammert, öffnen den Fuß erst, wenn sie auf eine ebene Unterlage gebracht werden. Dort krabbeln sie im Kreuzgang vorwärts, schieben Kopf/Hals langgestreckt voran.

Das tote Letztgeschlüpfte⁶⁾ entferne ich aus dem Nest: es ist plattgetreten, sein Magen von einer großen Wachsmottenraupe völlig ausgefüllt.

Eltern: 6,2 g Schneckenhäuschen; sie werden sogar gebündelt.

Eltern sind durch die Manipulation am Nest sehr erregt, umfliegen es mit Alarmlauten, ♂ haßt auf abstehendes Polstermaterial. Erst nach 13 min wagt sich ♀ ans Nest, glättet den aufgerissenen Rand, hudert 6 min lang, da die Jungen trotz längeren Hopsens beider Eltern nicht sperren. ♂ äußert

⁶⁾ Den Exitus verursachte ich durch Fütterungsfehler: aufgrund überreichlicher Wachsmottengaben bekam das Junge offenbar eine zu große Raupe. Wachsmottenraupen haben überdies eine besonders zähe Haut.

noch weitere 50 min Alarmlaute (N-Laute), füttert aber. ♂♀ versuchten nicht, die Jungen mit Lautäußerungen zum Sperren zu bewegen. ♀ übernachtet mit ♂ auf Gefiederkontakt an seinem Schlafplatz.

10. Tag: Blutkiele der Flugfedern ragen 2—3 mm aus der Haut, Kielspitzen des Kleingefieders sind am Rücken ca. 1 mm, am Kopf kaum halb so lang. Der Augenspalt kann 3 mm weit geöffnet werden, ist aber meist geschlossen. Junge sperren senkrecht nach oben, wenden sich nicht gegen das anfliegende Elter. Beim Sperren zittern sie heftig. Sie schlafen fast durchgehend, zeigen selten angedeutete Putzbewegungen: eines wischt mit halboffenem Schnabel über die Schulter, hebt dabei den Flügel leicht an. Auf Warnlaute der Eltern reagieren sie erstmals mit sofortigem Drücken (auch wenn alle gerade hechelnd die Schnäbel am Nestrand aufgelegt haben), stellen dann auch die leisen Bettellaute ein.

Eltern: 11 g Gehäuseschnecken, manche mit einem Durchmesser von 7 mm. Erstmals werden Baumwanzen, kleine behaarte Raupen und Tipuliden verfüttert. Große Beutetiere, auch Schnecken, werden sehr gründlich totgeschlagen.

♀ ist Nistmaterial-interessiert, reißt von 9 bis 11 h an Spinnstoff, bündelt Moos und trägt es zu einer alten Nest-Attrappe (ich entferne sie daraufhin). Sie fliegt nie mit Nistmaterial zu den Jungen, streift, bevor sie Futter sammelt, säuberlich allen Spinnstoff vom Schnabel.

Eine Jungdohle verirrt sich ans Fenster, bleibt kaum 1 sek sitzen: beide Eltern „frieren ein“, ♂ mit Futterbündel am Nestrand, ♀ unten. Sie verharren so 14 min, dann fliegt ♂, ohne zu füttern, warnend ab, ♀ füttert 3 min später trotz ♂-Alarm.

11. Tag: Augen während des Bettelns bei allen „rund“ geöffnet (noch trübe). Unkoordinierte Putzbewegungen: Junges „schnappt“ ruckweise an die Flügel-Innenseite, stellt dabei den Flügel leicht ab. Ältestes richtet sich einmal kurz im Nest auf, angedeutetes „Katzenbuckelstrecken“ (im Sinne Koenigs 1951).

Eltern: 9,5 g Gehäuseschnecken. Es werden adulte, frischgehäutete Heimchen verfüttert.

♀ beschäftigt sich weiterhin zwischen den Fütterungen mit Niststoffen. ♂ und ♀ füttern oft ohne erkennbare Aggression nebeneinander.

12. Tag: Zunehmend häufigeres Aufrichten-Strecken, auch Flügelstrecken und -hochheben. Dabei sind die Augen weit aufgerissen.

Eltern: 2 g Schneckenhäuschen. Erstmals werden Ameisenpuppen (insgesamt 2,3 g) verfüttert; aber auch Collembolen sind noch beliebt.

♀ versucht um 12.25 h, bei Anbruch eines heftigen Gewitters, zu hudern, wird aber von den hungrigen Jungen nach 3 min hochgehoben. Sie versucht es nochmals am Abend (anhaltender, starker Regen), wird wieder aus dem Nest gehoben, sucht endlich den gewohnten Kontaktschlafplatz auf.

♀ bettelt ♂ am Nestrand manchmal mit ssrii-Lauten (J) und Flügelzittern an, entreißt ihm dann attraktive Beute und verfüttert sie, besonders gern Raupen bis 4 cm, die sie oft reihum in die Jungenschnäbel stecken muß, bis endlich eines den Brocken bewältigt.

13. Tag: Es öffnen sich die 4 mittleren Kielreihen der Scheitelflur, einige Rückenkiele, die Spitzen der Armschwingen und -decken. Die Kiele der Nasenborsten sprießen gerade. Der Bettellaut wird kräftiger, ist etwa 4 m weit hörbar. Die Jungen orientieren sich erstmals gegen anfliegendes Elter. Sie drücken sich, wenn ich den Beobachtungsplatz einnehme, bis zu 2 min, oder bis ein Elter mit Futter kommt. Sie sperren mit aufgerichteten Kopf-Kielen (legen sie an, sobald ich auftauche). Putzbewegungen sind häufig, nicht immer koordiniert: manchmal putzt ein Junges quer über seinen Rücken hinweg ein Geschwister, hebt dabei die eigenen Rückenkiele an. Erstes Kratzen, sowohl (bei gesenktem Flügel) vorne als auch hintenherum, Junges steht dabei nicht aufrecht, sondern liegt auf der Ferse. Die Bürzeldrüse erreicht es selten. Häufig wird gegähnt, selten gehechelt (auch bei hoher Zimmertemperatur).

Junge reagieren, ohne die Eltern sehen zu können, auf deren Futtertragleute mit Bettelrufen.

Eltern: insgesamt 16 Schnecken (20 mg). ♂ verfüttert erstmals ein paar Schnabelvoll „Gemisch“. Sehr kleine Insekten verschlucken die Eltern selbst. ♀ bettelt ♂ auch, wenn sie den Schnabel voll Futter hat, an, er übergibt „unwillig“. Mittags baut sie kurz an einem Nestfragment.

14. Tag: Es platzen die Kiele der Handschwingen und -decken und des Kleingefieders: bis 16.00 h wirken die Jungen fast befiedert, bei vieren ist die Gesichtszeichnung angedeutet, es dunkelt die Schnabelspitze. Sie äußern den Bettellaut fast pausenlos, sperren aber erst, wenn ein Elter im Gesichtsfeld aufscheint, stets mit hoch aufgerichtetem Kopfgefieder. Sie unterkriechen wieder häufiger, doch höchstens für 1 min, wühlen sich dann wieder hoch. Sie schlafen kaum, putzen sich ständig, strecken sich, stehen dabei kurz mit durchgestreckten Fersen, meist einer zuoberst auf allen Geschwistern. Die Jungen schreien noch, als die Eltern bereits den Schlafplatz aufgesucht haben, verstummen erst nach 22 min, insgesamt 41 min später als am Vortag.

Eltern: Keine Schnecke mehr. ♀ verfüttert alles „wahllos“ durcheinander, ♂ trennt noch die Futterarten. Erstmals werden auch sehr große Arthropoden zu 4—6 gebündelt (größte Bündel erreichen 600 mg!). Es wird

nicht mehr gründlich totgeschlagen, weiche oder frischgehäutete Beutetiere erhalten die Jungen noch lebend. Den ganzen Tag wird intensiv gefüttert, längere Pausen (4,5 min) erst ab 18.45 h! Beide Eltern füttern häufig nebeneinander, beachten einander nicht. ♀ bettelt ♂ nicht an, versucht auch nicht, ihm Futter zu entreißen.

15. Tag: Ältestes Junges läßt die deutlich abgesetzte Gesichtszeichnung erkennen. Die Armschwingen sind etwa zur Hälfte von Federscheiden befreit, Handschwingen etwas weniger. Die Schwanzkiele beginnen zu platzen. Augen sind klar, 4 Junge zeigen Pick-Intentionen gegen den Nestrand, berühren ihn nicht. Alle beäugen „interessiert“ die Federn am Nestrand. Sperrend orientieren sie sich stark gegen das Elter, auch gegen dessen Schwanz, wenn es sich wendet, kaum aber gegen aufgerichtete Geschwister. — Sie unterkriechen häufig, hochgehobene Junge nutzen diese Gelegenheit zu besonders intensivem Putzen/Strecken, breiten auch die Flügel kurz, waagrecht aus; dann wühlen sie sich kopfüber, mit Flügeln/Beinen scharrend wieder ein. Sie betteln/schreien nicht durchgehend wie tags zuvor; oft sperren nicht alle, wenn ein Elter kommt.

Eine mit der Pinzette hingeschobene Raupe drohen 2 Junge mit angepreßtem Kopfgiefeder und leicht geöffnetem Schnabel an.

Eltern: Große Beutetiere werden wieder einzeln transportiert. Die Fütterfrequenz verlangsamt sich mit häufigen Pausen von 10—11 min. Beide Eltern füttern öfter gemeinsam, ♀ jagt ♂ wiederum attraktive Beute ab, spreizt dabei auch den Scheitel. Nicht sperrenden Jungen wird das Futterbündel unsanft gegen Schnabel oder Stirn gestoßen. Kein Nestrand-Hopsen, es wird lautlos gefüttert.

16. Tag: Bettellaute sind ca. 5 m weit vernehmbar, Junge schreien nur, wenn sie ein Elter erblicken, verstummen schlagartig, wenn es aus dem Gesichtsfeld verschwindet. Kein Nachsperren! Sie schlafen häufig, meist alle zugleich. Der Kot wird nicht mehr präsentiert, sondern sofort über den Nestrand hinausgeschoben, dann besonders heftig unterkrochen. Tun dies 2 Junge gleichzeitig, so heben sie immer 1—2 Geschwister zum Nestrand hoch; diese müssen sich oft durch Ausbreiten der Flügel vor dem „Abstürzen“ bewahren. Auf Eltern-Alarm (aber auch Amsel-„sii“-Alarm) drücken sie sich so tief, daß das Nest bei flüchtigem Hinsehen leer erscheint, sie bleiben bis 7 min versteckt, oder bis ein Elter kommt. — Sie picken vorsichtig nach abstehenden Niststoffen und gegen Ästchen, auch Kielschuppen im Gefieder eines Geschwisters.

Um 17.00 h sitzt Ältestes erstmals am Nestrand und schwirrt 11 sek mit den Flügeln, richtet sich dabei kurz mit fast durchgedrückten Fersen auf, hat das Körpergefieder glatt angelegt.

Eltern: unverändert.

17. Tag : Alle 90—120 min schwirren jeweils 1—2 Junge mit den Flügeln, stehen dabei meist zuoberst auf den Geschwistern, seltener am Nestrand; dabei läßt Ältestes um 16.10 h erstmals den Standortlaut hören.

Junge ducken sich bei Alarm nur mehr 7—8 sek, tauchen dann langsam, mit angelegtem Kopfgefieder auf, legen den Schnabel am Nestrand auf und bewegen nur die Augen, bis ein Elter kommt. — Ältestes zupft 2 „aufgesteckte“ Federn (vgl. Thaler 1976: 140) vom Nestrand, bewegt sie mit langsamen Totschlage-Bewegungen auf und ab.

Eltern : unverändert.

18. Tag : Standortlaute regelmäßig beim Flügelschwirren. Dieses wird etwa alle 20 min geübt, danach mit Kopfsprung in die Mulde getaucht und unterkrochen. Junge picken einander die Nestdunen vom Kopf, streifen sie seitlich wischend am Nestrand ab (vgl. Nestbaubewegung 2g, Thaler 1976: 135–136). Bei Sonnenbestrahlung nehmen Junge am Nestrand Sonnenbadehaltung ein, verharren so bis zu 3 min. Kommt ein Elter hoch, während ein oder mehrere Junge gerade flügelschwirren, so hüpfen diese entweder mit Kopfsprung ein und unterkriechen, oder sie rutschen mit langsamen Seitwärtsbewegungen rücklings in die Mulde zurück. Sie sperren erst, wenn sie tief in der Mulde sitzen. Sie reagieren erstmals mit kurzem Drücken auf den Elektronenblitz, auf vorgehaltene Raupen mit heftigen Schnabelvorstößen, knacksen dabei; Ältestes faßt die Raupe mit der Schnabelspitze und schleudert sie weg.

Aktivitäts- (4—11 min) und Ruheperioden (8—15 min) verlaufen synchron, selten ist ein Junges allein wach.

Eltern : ♂, das stark mausert, füttert weniger, ♀ steigert ihre Fütterfrequenz (Abb. 34).

19. Tag : Die Spitzen der Nasenborsten platzen aus dem Kiel. Flügelschwirren erfolgt nur mehr alle 30—40 min. Junge erklimmen nestnahe Ästchen, halten dort einige sek flügelschlagend Gleichgewicht, rutschen wieder ins Nest zurück. Beim Fotografieren fällt eines, durch den Blitz erschreckt, auf den Boden des Aufbaus, öffnet dabei nicht die Flügel, um den Fall zu bremsen! Nach 2 min Starre fliegt es in flachem Bogen hoch, äußert laute Standortrufe (2—3-mal/sek), fliegt endlich zielsicher zum Nest, wühlt sich sofort ein.

2—3 Junge sitzen häufig am Rand, putzen-strecken sich wie Adulte. Beim einseitigen Flügel- und Beinstrecken müssen sie sich mit abgespreiztem Bein abstützen, verlieren sonst das Gleichgewicht (vgl. auch beim Sperlingskauz, Scherzinger 1970: 118, Fig. 22 a). Kommt ein Elter, rutschen sie, oft schon sperrend, immer rücklings ins Nest. Sich rasch bewegende, winzige Insekten werden lebhaft beguckt, doch wird nur nach Unbewegtem gepickt.

Eltern: ♂ füttert kaum halb so oft wie ♀, wählt nur aus Klopfbeuten; Heimchen und Wachsmotten verzehrt er selbst. Die Eltern ignorieren am Nestrand sperrende Junge, füttern nur solche in der Mulde. ♂ überfliegt das „abgestürzte“ Junge mit Futtertrage-Lauten, beide kümmern sich nicht weiter darum.

20. Tag: Armschwingen sind fast ganz, Handschwingen etwa zu 4/5 vom Kiel befreit. Schwanzlänge des Ältesten 1,8 cm, der übrigen 1,3—1,5 cm. Flugübungen gibt es nur mehr bei 2 Jüngeren. Alle turnen in kurzen Aktivitätsphasen ungeschickt am Nestrand, 2 Ältere auch auf nestnahen Zweigen, alle kehren nach 6—10 min wieder ins Nest zurück, schlafen-dösen dort zwischen den Fütterungen stets 35—45 min. Nestfern Turnende (bes. Ältestes) beginnen angesichts des fütternden Elters leicht mit kaum vom Körper abgewinkelten Flügeln zu zittern, sperren es dabei an. Hungrige Junge rutschen immer so rasch wie möglich ins Nest.

Auf Alarm wird verschieden reagiert: im Nest Sitzende drücken sich, am Rand Sitzende springen entweder ein oder frieren an Ort und Stelle ein, solche auf nestnahen Ästchen frieren sofort unbeweglich ein, sie versuchen nie, zum Nest zu kommen.

In den Aktivitätsphasen wird in rascher Folge dünnflüssiger Normalkot abgesetzt, im Nest nur „Häutchenkot“.

Eltern: ♂ hält sich auffallend viel beim Nest auf, transportiert fast alle Kotballen ab, versucht auch, dünnflüssige abzufangen, die er dann irgendwo ausspeit. Die Ballen legt er ab. Er singt zunehmend häufiger Reviergesang, schnappt sogar singend nach Kotballen!

Beide Eltern ignorieren nestfern bittende Junge.

21. Tag: Während der Aktivitätsphasen verlassen alle Jungen gleichzeitig das Nest, Ältestes entfernt sich bis zu 70 cm, zwei längere Aktivitätsphasen fallen auf: etwa 13.20—14.50 und 17.00—17.30 h. Dazwischen verlassen sie das Nest nur für wenige min. Ältestes bleibt während der Ruhephasen öfter am Rand sitzen, die übrigen rutschen rücklings in die Mulde. Sie unterkriechen kaum mehr.

Schnell kriechende/fliegende Beutetiere werden mit ungemein raschen Kopfbewegungen beäugt, nie bepickt. Unbewegte Objekte (z. B. Moosstengel) wandern minutenlang von Schnabel zu Schnabel, bis sie ein Elter (meist ♀) entfernt. Alle Jungen schlafen noch im Nest, Ältestes will anfangs den Kopf ins Rückengefieder stecken (wendet leicht den Kopf, hebt Schulterfedern an), legt aber den Kopf dann doch auf ein Geschwister.

Eltern: Alternierendes Füttern; ♂ weicht ♀ aus. Beide reinigen während der Aktivitätsphasen das verschmutzte Nest. Will ein Junges dabei

in die Mulde springen, schieben sie es unsanft beiseite. Junge werden während der Aktivitätsphasen nur dann gefüttert, wenn sie wenigstens am Nestrand sitzen, Elter wartet sonst mit vollem Schnabel neben dem Nest.

22. Tag: Hand- und Armschwingen sind bei allen Jungen von den Federscheiden befreit. Sie betteln meist mit Standortlauten, 2 Jüngste im Nest mit Bettellauten; dort tun dies ab und zu auch noch Ältere. Gegen Ende einer Aktivitätsphase suchen 2—3 Junge unter Bettellaut-ähnlichen, gequetschten Zusammenrücklauten Gefiederkontakt, bleiben längstens 8 sek sitzen, kehren dann ins Nest zurück. Am Nestrand wird stumm zusammengerückt! Nestfern Bettelnde zittern stark mit abgestellten Flügeln. In nassen Zweigen zeigen sie Badebewegungen.

In Nestnähe schiebe ich einige frische Zweige ein: Junge betrachten den Vorgang erst interessiert, dann kommt ♀ hoch und warnt: 3 am Rand sitzende tauchen mit Kopfsprung ins Nest, unterkriechen dort, Ältestes saust im Sturzflug in dichtes Geäst, 2 frieren auf nestnahen Zweigen ein. Alle bleiben 6 min unbeweglich, bis ♂ füttert. Obwohl beide Eltern nun die frischen Zweige bevorzugt anfliegen, berührt sie bis abends kein Junges!

Eltern: ♀ verfüttert ca. 10 g Ameisenpuppen, ♂ weiterhin nur Klopfbeuten, beide alternieren: ♂ wartet unter dem Durchschlupf, bis ♀ abfliegt. (Ausnahme: ich bin am Beobachtungsplatz: solange bleibt auch ♂ oben, behält mich im Auge, warnt häufig mit kurzem Alarm.) — Beide versorgen auch nestferne Junge, doch überzeugt ♀ sich jedesmal, ob im Nest kein Junges ist, sonst bekommt zuerst dieses den Happen. ♂ füttert öfter Junge, die näher dem Durchschlupf sitzen, ♀ überfliegt solche.

23. Tag: Schwanzlänge des Ältesten 2,7 cm, des Jüngsten 2,5 cm. Häufig in der Mulde sitzen nur mehr 2 Letztgeschlüpfte, die übrigen am Rand. Gefiederkontakt-Ruhepausen auf nestfernen Ästen währen höchstens 15 sek. 2 ältere Junge versuchen abends oberhalb des Nestes auf Gefiederkontakt zu schlafen: sie werden von Geschwistern solange an Zehen und Gefieder gezupft, bis sie ins Nest rutschen; sie schlafen zuoberst mit Kopf im Rückengefieder.

Eltern: ♂ verfüttert aus Klopfbeuten frischgehäutete Ohrwürmer und Waldschaben (!, von adulten Goldhähnchen stets verschmäht), bündelt sie sogar. ♀ verfüttert mehr Einzelnes, Eichenschrecken erstmals samt Sprunggelenken.

♂ verliert an diesem Tag 11 Schwanz- und 4 Handschwungfedern, singt aber weiterhin in größeren Abständen Reviergesang.

24. Tag: Junge sind von 9.50 bis 11.00 h fast durchgehend aktiv. Mittags entkommt ♀: die erst mäßig, dann gar nicht gefütterten Jungen flattern

einige Zeit in Nestnähe hin und her, äußern in rascher Folge Standortlaute, dazwischen auch Warnlaute. Bis 15.46 h schlüpfen alle ins Nest, unterkriechen anfänglich, sitzen dann gegen den Durchschlupf gerichtet, stark aufgeplustert, ruhig. Alle 3—5 sek äußert eines Standortlaute. Zeigt sich ♂ beim Durchschlupf, so sperren ihm alle unter langgezogenen Bettellauten entgegen. Ab 18.55 h schlafen 4 zuoberst Sitzende mit im Rückengefieder geborgenem Kopf (sonst frühestes Schlafen um 19.50 h), wachen aber, als ♀ anfliegt und durch das Gitter füttern will, sofort auf und sperren gierig. Sie schlafen endgültig um 21.05 h, alle mit der Nestwand angelegten Köpfen.

Eltern: ♂ füttert, nachdem ♀ in den Institutshof entflohen, etwa 15 min in rascher Folge, zeigt sich dann „verstört“: er lockt heftig beim Futter, äußert übersteigerte Bündel- und Balzfütterlaute, streift Futterbündel an Ästen ab, transportiert aber 3-mal unter dem Nest liegende Kotballen ab. Er bleibt mit ♀ in ständigem Rufkontakt. ♀ lockt ihrerseits heftig im Hof mit Bündel- und Standortlauten, sammelt ein enormes Futterbündel und versucht dann in 86 Orientierungsflügen (95 min) das richtige Fenster zu finden. Sie fliegt um 19.10 h ein, füttert die Jungen durch das Gitter. Neuerlich erschreckt, prallt sie gegen das rasch geschlossene Fenster, trägt offenbar eine Verletzung davon (sie ist 7 min „ohnmächtig“). Endlich in die Voliere gesetzt, ist sie anfangs völlig desorientiert. Sie weicht mit Angstlauten vor den heftig bettelnden Jungen zurück, nachdem sie versehentlich in den Aufbau gerät. Nun beginnt ♂ abrupt, sie wie einen Rivalen mit Wutlauten zu verfolgen, verkrallt, verbeißt sich in ihr Gefieder. Bis 20.30 h versuche ich, ihn durch ständiges Naßspritzen soweit abzulenken, daß sie sich in den Pausen, die er zur Gefiederpflege benötigt, wieder orientieren kann. Endlich frißt sie (hat vermutlich 2 Stunden gehungert!), bündelt anschließend Futter und fliegt in den Aufbau. Sie stößt den tiefschlafenden Jungen ihr Bündel gegen den Schnabel und Stirn, weckt sie so mehrmals auf. ♂ verhält sich seinem fütternden ♀ gegenüber wieder völlig normal, weicht ihr am Nest aus. ♂ und ♀ schlafen erstmals getrennt — ♂ hat seinen Schlafplatz früher aufgesucht, ist sofort eingeschlafen. ♀ erinnert sich offenbar nicht mehr, schläft nach einigem Umherfliegen auf einer anderen Stelle.

25. Tag: Ältestes zuckt während der abendlichen Aktivitätsphase erstmals mit den Flügeln. Bei „versehentlichem“ Aufeinander-Landen werden rauhe, hohe „Zerr“-Laute gerufen. Ältestes verfolgt damit ein Geschwister 20 cm.

Mehrere Junge wagen sich für einige min in die Voliere herunter, weichen dem vorbeifliegenden ♀ aus, sperren hingegen ♂ an! 4 Junge schlafen oberhalb des Nestes, den Kopf im Rückengefieder.

Eltern: ♂ und ♀ füttern alternierend, ♂ auch Junge in der Voliere, ♀ droht solche beim Vorbeifliegen manchmal mit Scheitel an. Ungeschickt

anfliegende Junge werden ange„zerzt“. ♂ äußert ohne erkennbaren Anlaß während der Aktivitätsphasen der Jungen häufig Warnlaute.

26. Tag: Alle Jungen haben bis 10.32 h den Aufbau verlassen und rücken in der Voliere sofort unter starken Zusammenrück-Lauten auf Gefiederkontakt, bleiben auf einem dichten Ast fast den ganzen Tag über sitzen. Sie bewegen sich weniger als zuvor im Aufbau, betteln manchmal sogar mit Bettellauten (sonst nur mehr Standortlaute!). Den futterbringenden Eltern fliegen sie nicht entgegen, recken nur die Hälse. Randlich Sitzende vibrieren beim Betteln heftig mit abgewinkelten Flügeln, innen Sitzende heben, wenn sie sehr hungrig sind, die Flügel zitternd hoch. Sie pikken nach Fichtennadeln, Rindchenstückchen (verschlingen sie auch), fassen vorsichtig nach hingestreuten Ameisenpuppen, machen schwache Totschlagebewegungen; es gelingt ihnen nicht, sie von der Schnabelspitze in den Schlund zu befördern, sie schleudern sie weg oder verlieren sie.

Um 19.16 h folgen sie den Eltern in den Aufbau; Ältestes kommt erst nach 15 min, zuvor äußert es allein in der Voliere Zusammenrück-Laute. Alle Jungen schlafen oberhalb des Nests.

Eltern: ♂ und ♀ weichen einander kaum aus. ♂ lockt bei frischen Futtergaben, sitzt von 10.10 bis 10.48 h heftig lockend an der Aufbau-Schwelle, trägt kein Futter. Er fliegt 12-mal in übertrieben kurzbogigem, schnurrendem Zeigeflug zu einem buschigen Ast und zurück, bis das erste Junge (nicht Ältestes!) folgt. Er füttert es sofort, wiederholt die Zeigeflüge, bis 3 Junge am Ast zusammenrücken, die nun ♀ füttert. Die übrigen folgen unmittelbar nach. ♀ fliegt mit Futter weitere 2 Stunden zuerst zum leeren Nest.

Abends werden die Jungen mit weniger intensiven Zeigeflügen wieder nach oben geführt. Sie kümmern sich nicht um das Letzte, das später allein hochfliegt.

27. Tag: Schwanzlänge des Ältesten 3,2 cm. Nasenborsten sind vom Kiel befreit und ausgewachsen. Rist des Oberschnabels beginnt zu dunkeln.

Ältestes pickt einige min, ständig Schnabel-reibend, gegen die Beine eines Marienkäfers. Es versucht erfolglos, springende Collembolen zu schnappen, schlingt umständlich ein Spinnenbein. Es nimmt ♂ eine große Raupe mit der Schnabelspitze ab, schlägt sie 28-mal gegen einen Ast, doch so schwach, daß die Raupe oft gar nicht mit der Unterlage in Berührung kommt, sie fällt endlich zu Boden.

Um 14.10 h dösen 5 Junge auf einem Ast, das 6. sitzt oberhalb und springt unvermittelt auf den dicht sitzenden Haufen herunter: alle 6 Jungen — auch

der Nachzügler — stürzen sternförmig nach allen Seiten auseinander, äußern dabei Schreck- und Warnlaute. (Sie meiden daraufhin den Ast 2 Tage!) Das Nest wird nur von den beiden Jüngsten für wenige min aufgesucht, eines setzt umhäteten Kot am Rand ab. Alle schlafen nachts im Aufbau, außerhalb des Nests.

Eltern: ♂ und ♀ füttern gleich oft, ♂ wieder Ameisenpuppen und Heimchen. Nestmulde und -rand werden mehrmals gereinigt. ♀ „merkt“ sich stets das am besten sperrende Junge: sie füttert z. B. gerade eines, während andere daneben mehr/minder heftig, eines aber besonders stark mit hochgehobenen Flügeln, betteln. Bis ♀ mit neuem Futter kommt, betteln mehrere gleich stark, doch ♀ fliegt zielsicher zum Jungen, das vorher besonders intensiv bettelte. (82 Beobachtungen; dagegen nur 4, bei denen näher sitzende Junge versorgt werden; ebenso Löhrl 1967 a: 59 beim Kleiber). ♀ „besteht“ darauf, den Jungen das Futter tief in den Schlund zu stopfen. Versucht eines mit der Schnabelspitze abzunehmen, so gibt sie den Happen nicht her. ♂ läßt sich das Futter öfter abnehmen.

28. Tag: Der Standortlaut verkürzt sich zum adulten Stimmfühl laut, klingt aber noch rauh (im Sonagramm ist der Laut am 36. Lebenstag von Adult-A-Lauten nicht mehr unterscheidbar). „Zerr“-Laute sind bei spielerischen Verfolgungen sehr häufig, auch, wenn (nun selten) ein Junges auf einem anderen landet, dann „zerri“en meist beide. Sie reagieren ungleich heftiger als Eltern auf Alarmlaute besonders von Amsel, Kohlmeise und Buchfink, frieren bis zu 8 min ein: 3 min bleiben sie völlig reglos, bewegen nur langsam die Nickhaut. Dann folgen Augenbewegungen, langsame Kopfbewegungen. Der erste Platzwechsel erfolgt nur früher, wenn ein Elter Futter bringt. — Das Gefieder wird bei „Zerr“-Verfolgungen glatt getragen, sonst immer locker geplustert.

Ältestes reißt den Eltern (bes. ♂) ebenso oft Futter aus dem Schnabel, wie es sich stopfen läßt. Es folgt um 9.00 h dem an der Futterstelle lockenden ♂, frißt dort umständlich 4 Ameisenpuppen.

Eltern: ♂♀ schieben nun alle 18—22 min (= Dauer einer durchgehenden Fütterperiode) eine 10 bis max. 17 min währende Pause ein. Sie reinigen das Nest nicht mehr. ♀ „zerri“ ungeschickt fliegende, knapp neben ihr landende Junge an.

29. Tag: Alle Jungen fressen, wenn sie nicht hungrig sind, selbständig Ameisenpuppen, Blattläuse, auch Collembolen. Hungrig, fliegen sie bettelnd ihren Eltern entgegen, zittern mit senkrecht hochgehobenen Flügeln. Alle wollen die Beute entreißen, sie lassen sich ungern — nur bei großem Hunger — stopfen. Große Bissen versuchen sie totzuschlagen, verlieren sie dabei fast immer, oder ein Elter holt sie sich wieder. Langsam krabbelnde, größere Kerbtiere werden verfolgt, bepickt, nie bewältigt. Weberknechten

reißen sie die Beine aus und verschlucken diese. — Sie fliegen wendig, landen sicher ohne vornüberzukippen.

Sehr auffallend sind nun 4 verlängerte Tastfedern am Hinterkopf, da sie wie das übrige Gefieder aufgerichtet getragen werden und die Kopffedern um 8 mm überragen.

Abends trennt sich die Großgruppe, Junge schlafen zu je dreien.

Eltern: In unmittelbarer Umgebung der Futterstelle bettelnde Junge werden nie gefüttert. Bei gleich starkem Sperren aller werden zuerst am fernsten Sitzende gefüttert.

30. Tag: Die Jungen bewegen sich fast wie Adulte, zucken regelmäßig mit Flügeln, fressen bereits kleine Kerbtierchen, fangen nun geschickt Collem-bolen; große, rasche Beutetiere beachten sie kaum, verfolgen sie nie. Je satter sie sind, umso intensiver jagen sie. Hungrig, fressen sie (wenn z. B. Eltern kurz im Aufbau abgetrennt sind) ausschließlich Ameisenpuppen, haben diese mühelos sättigende Futterart und deren „Aufenthalt“ offenbar erlernt (vgl. dagegen Harrison 1969).

Während einer Volierenreinigung werden Eltern und Junge im Aufbau eingeschlossen. Nach Öffnen des Schiebers kommen die Jungen erst auf die Locklaute der Eltern herunter, bewegen sich vorsichtig-langsam, fliegen nur Äste an, auf denen gerade ein Elter sitzt, äußern in kurzen Abständen Standortlaute (nicht Stimmföhllaute!). Erst nach 6 Stunden fliegen sie wieder wendig.

Eltern: Die im Aufbau zögernden Jungen werden vom ♂ mit Lock-lauten, vom ♀ auch mit langgezogenem „Sreè“ (wie Standortlaut) zum Nachfliegen veranlaßt. 2 Nachzügler werden endlich im Zeigeflug abgeholt. ♀ frißt manchmal große Beute, die die Jungen nicht schlingen wollen, selbst. ♂ füttert durchwegs kleinere Happen.

31. Tag: Erste Distanzlaute bei spielerischen Verfolgungen. Alle verweigern große Brocken, tragen sie manchmal totschlagend umher, verlieren sie dann. Manchmal zerren mehrere Junge an einem großen Objekt; gelingt es ihnen, einzelne Beine abzureißen, so werden diese verschluckt. Die Geschwister sperren einander nie an, öffnen aber, wenn sie einander Beute entreißen wollen, mit glatt angelegtem Kopfgefieder drohend den Schnabel und zittern dabei leicht mit den Flügeln. — Sie schlafen stets zu zweien oder dreien, die Zusammensetzung der Schlafgruppen wechselt täglich. Ältestes versucht häufig allein zu schlafen, kommt aber, wenn mehrere Junge Zusammenrücklaute äußern, letztlich doch. Es zeigt dabei erstmals Kopf-Hoch-Haltung, schläft randlich. Vom ersten Anfliegen der Schlafplätze bis zum Einschlafen vergehen 15—22 min.

Eltern: Sie machen oft bis zu 40 min lange Fütterpausen, bleiben solange auch unbehelligt. ♀ möchte immer noch große Beute verfüttern, die ihr manchmal entrissen wird; kein Junges läßt sich mehr damit stopfen. Hat ♀ ein attraktives Beutetier und zeigt sich niemand interessiert, so äußert sie nun immer den „Sreè“-Laut (vgl. IV.1.1: I-Laut); auf ihn reagieren auch satte Junge sofort und bestürmen sie. ♂ äußert (selten) in gleicher Situation Bündel-Laute. Meist füttert er nur, wenn er angebettelt wird.

32. Tag: Junge lassen sich überhaupt nicht mehr stopfen, nehmen nun auch winzige Happen ab. Sie sättigen sich mit Ameisenpuppen, mit anderer Beute können sie sich noch immer nicht ausreichend versorgen und verfolgen dann bettelnd die Eltern. Bis jetzt überwältigen sie Langsames (bes. Wanzen und Weberknechte), reißen ihnen zuvor die Extremitäten einzeln aus, verschlingen alles. Beim Bearbeiten von Wanzen zeigen sie oft heftige Abscheubewegungen (schütteln sich, reiben den Schnabel ab), fressen sie trotzdem. Sie sperren die Eltern immer noch mit stark gestäubtem Kopfgefieder an, vibrieren dabei ruckweise mit hochgereckten Flügeln; diese Bewegung kann unvermittelt in rasches, hohes Flügelzucken übergehen. — Sie nehmen eifrig Sonnenbäder, überdecken einander mit ausgebreiteten Schwingen und schubsen sich von den besten Plätzen weg.

Eltern: unverändert.

33. Tag: Ältestes fängt und verschlingt auch rasche, große Beute (*Philodromus*), wagt sich an 1,5 cm lange Raupen, schlägt sie langsam (ca. 1-mal/sek), aber kraftvoll tot.

Junge zeigen sich erstmals „wetterfällig“ und suchen bei Anbruch eines Gewitters unter Standort-Lauten deckungsreiche, dichte Äste auf, bleiben dort einige Zeit ruhig sitzen, suchen die gleichen Äste dann zum Schlafen auf (bevorzugten sonst andere Stellen).

Eltern: vormittags wird noch regelmäßig gefüttert, nachmittags kaum mehr. ♀ lockt ab und zu mit attraktiver Beute, frißt sie aber, auch wenn sich die Jungen bettelnd nähern, selbst. Manchmal wird sie ihr entrissen. ♂ schläft erstmals mit 2 Jungen auf Gefiederkontakt (er mausert stark).

34. Tag: Die Jungen sind durchgehend aktiv, tragen das Gefieder glatt. Sie rücken untertags nur mehr zu kurzen Ruhepausen (ca. 2 min) auf Gefiederkontakt. Wenn sie ein Elter anbetteln, plustern sie sich kurz auf, auch wenn sie ihm das Futter entreißen wollen! Einander entreißen sie die Brocken flügelvibrierend, immer mit glattem Gefieder.

Eltern: insgesamt 7 Fütterungen, ♀ lockt dabei mit „Standortlaut“. ♂ gibt nur ab, wenn er sehr bedrängt wird. Beide verhalten sich den Jungen gegenüber friedlich, entziehen sich groben Belästigungen (Ziehen an den Zehen und am Gefieder beim Sonnenbaden) durch Flucht. Beide schlafen nun mit einer (jeweils anderen) Jungengruppe.

35. Tag : Schwänze ausgewachsen, beim Ältesten erhärtet (Spule hell). Schnäbel bis auf die der beiden Jüngsten (helle Basis) dunkel. Ältestes schläft allein. Abends äußern nur Junge, die Gefiederkontakt anstreben, Zusammenrücklaute, die anderen setzen sich still zurecht.

Eltern : Es wird nicht mehr gefüttert. ♂ lockt regelmäßig bei frischen Klopfbeuten, kümmert sich aber nicht um bettelnde Junge. ♀ bietet einmal mit „Sreè“ eine Eichenschrecke an, steckt sie blitzschnell 3 sperrenden Jungen in die Schnäbel, schluckt sie dann selbst.

36. Tag : ständige Sonnenbäder, oft alle gleichzeitig. Sie fressen jetzt ungern Ameisenpuppen, bevorzugen bewegliche und größere Beute. Den Eltern entreißen sie Futter mit glattem Gefieder, öfter ohne Flügelvibrieren.

37.—38. Tag : Beginn der Jugendmauser und des Jugendgesanges, es singen ♂ und ♀. Spielerische Verfolgungen nehmen zu, nun ohne „Zerr“-Laute. Meist jagen 2—3 Junge einander in wilden Schwenkflügen und knappen Wendungen, dabei wechseln blitzschnell Verfolger und Verfolgte. Nicht beteiligte Junge sehen oft einige sek ruhig zu, stürzen plötzlich hinzu, von den anderen lassen einige ebenso plötzlich ab. Selten beteiligen sich alle gleichzeitig. Landen 2 (—3) Junge knapp nebeneinander, so beginnen sie unter leisen Zusammenrücklauten mit den Flügeln zu zittern, beugen sich aber dabei flach nach vorn, öffnen drohend die Schnäbel; selten sträuben sie leicht die Rückenflur. Sie trennen sich spätestens nach 4 sek.

Junge, die einzeln schlafen wollen, wechseln, sobald sich Geschwister (auch Elter) ankuscheln möchte, mehrmals den Platz, sie schlafen dann auch an sonst „unbeliebten“ Stellen.

39. Tag : Junge verschmähen Weberknechte und Wanzen, wählen aus Klopfbeuten wie Adulte. — Bei neuerlicher Volierenreinigung zögern sie wieder im Aufbau, kommen nach 7 min auf das Locken der Eltern herunter, äußern wieder Standortlaute! Bis abends unterbleiben Verfolgungsflüge, die neue Voliereeinrichtung wird vorsichtig erkundet.

Eltern : Sie untersuchen jede (auch geringfügige) Änderung der Voliere genau, beginnen dann zu locken; sie warnen bei Hineingeben eines neuen Wassergefäßes, fliegen neue Zweige im Zeigeflug an. Sonst kümmern sie sich nicht um Junge, schlafen aber immer mit einer Gruppe.

40.—41. Tag : Am Schlafplatz immer Kopf-Hoch-Haltung; Wegsehen und Flügel-Innenseite-Putzen nur bei randlich Sitzenden. Alle stecken synchron die Köpfe ins Rückengefieder, schrecken auch gemeinsam wieder hoch. Ein „Einspringen“ in die Mitte kommt nicht vor, doch fliegt ♀, wenn die Jungen bereits schlafen, manchmal die Schlafreihe von unten an und drängelt sich dann dazwischen. Selten schläft eines allein.

42. — 46. Tag: Es sprießen die ersten gelben Scheitelfederchen, alle zeigen mehr/minder fertige schwarze Scheitelbegrenzungstreifen. Bei Auseinandersetzungen nach Verfolgungsflügen sitzen sich 2 (selten 3) schräg breitseits gegenüber, heben das Rückengefieder an und drehen sich langsam. Dazu äußern sie abgesetzte Distanz- und Imponier-Laute oder bleiben stumm. Meist stießen sie nach 15 sek auseinander.

Sie interessieren sich für Nistmaterial, zerren Federn herum und verspannen Spinnstoff.

47. — 50. Tag: Jung-♂ beginnen, „Weia“-Schnörkel zu singen, ♀ singen weniger und einförmige Passagen (vgl. Abb. 39/15). Alle verbringen zunehmend mehr Zeit mit Nestbauhandlungen. Am 47. Tag verteilt sich die Aktivität folgend: 6—7 Stunden Fressen; 3—4 Stunden „Nestbau“; ca. 50 min Dösen; 1 Stunde Gefiederpflege; 1 Stunde Verfolgungsflüge; ca. 1 Stunde Sonnenbäder.

Am 47., 48., 50. Tag werden Junge mit Stopfpräparaten (Eichhörnchen, Sperber, Waldohreule) konfrontiert, die Eltern stets anfangs im Aufbau eingeschlossen.

1. Eichhörnchen: nur ein Junges (♂) warnt 1-mal mit kurzem Alarm. Sobald ich das Eichhorn auf Gitterkontakt schiebe, zupfen alle am Fell.

2. Sperber: alle Jungen reagieren mit heftigem, kurzem Alarm, bleiben in Gitternähe und schlagen die Flügel in größter Erregung senkrecht-durchgestreckt hoch (2—3-mal/sek). Beim Hinzukommen der Eltern steigert sich das Warnen (langer Alarm und Haßlaute). Beim Bewegen des Präparates fliegen einige Junge unkoordiniert an die glatte Volierenrückwand, dann zu Boden. Schließlich folgen 5 Junge dem ♀ in den Aufbau, alle warnen-hassen bis zum Entfernen des Präparates (insgesamt 30 min).

3. Waldohreule: wenigen langen Alarmlauten folgen kurze und Haßlaute. Junge bleiben, auch als Eltern dazukommen, am Gitter, zucken ständig mit Flügel (Hochreißen, kein „normales“ Zucken). Alle warnen 12 min durchgehend, dann mit immer größeren Unterbrechungen. Nach 25 min fallen nur mehr vereinzelte kurze Alarmlaute, das Flügelzucken nimmt ab. Mehrere Junge fressen schon nach 13 min, behalten dabei die Eule im Auge. Nach 30 min wenden sie ihr den Rücken zu.

Eltern: immer noch werden Junge zu neuen Ästen geführt, ♂ lockt stets bei Klopfbeuten.

Als den Jungen die Greifvogel-Attrappen geboten werden (Eltern konnten sie nicht sehen), reagierten sie schon auf die ersten Alarmlaute der Jungen mit ungewohnter Hysterie, strangulierten sich fast zwischen den Gittermaschen. Der Schieber mußte sofort geöffnet werden: sobald die Eltern unten bei den Jungen waren, warnten sie „normal“, hielten sich

anfangs gitternah auf. Vor dem Sperber vollführte ♀ nach 18 min plötzlich reißende Schwenkflüge nach oben, verursachte dabei ein knatterndes Fluggeräusch. Es folgten sofort 5 Junge in den Aufbau, ♂ und ein völlig verschrecktes, „erstarrtes“ Junges blieben unten.

51. — 54. Tag: Am 51. Tag wurden in Nähe der Futterstelle einige Äste erneuert, die Eltern blieben im Aufbau eingeschlossen: keines der Jungen flog die Äste an; sie machten, um ans Futter zu gelangen, ungewohnte Umwege, hüpfen sogar am Boden dorthin! 2 ♂ probierten sie erstmals nach 126 min aus, Ältestes (♀) nach 135 min, die übrigen erst nach Hinzukommen der Eltern, zusammen mit diesen. Am 52. Tag brauchten die Jungen dazu noch 9 min, am 53. Tag flogen sie die Äste sofort an und untersuchten sie gründlich in arttypischer Weise.

Bis zum 53. Tag äußern die Jungen alle Laute wie Adulte, Jung-♂ singen Plaudergesang, keinen Reviergesang; sie machen Kopulationsbewegungen auf badenden Geschwistern, unterscheiden nicht zwischen ♂ und ♀. Alle vermausern ihr Kleingefieder innerhalb von 47—58 Tagen, sind etwa an ihrem 90. Lebenstag voll ausgefiedert. Nicht von der Mauser betroffen sind das Großgefieder und die beiden gefiederten Schnabelborsten.

VII.2. Postembryonale Entwicklung beim Wintergoldhähnchen

Der Entwicklungsverlauf ähnelt bis auf geringfügige zeitliche Verschiebungen dem der SG (Abb. 42). Möglicherweise sind die Unterschiede nur scheinbar und werden bei einem größeren Beobachtungsmaterial ausgeglichen.

Von SG abweichendes Auftreten verschiedener Verhaltensweisen zeigten junge WG an folgenden Tagen:

41.—42. Tag: schlagartiges Einsetzen des Plaudergesanges bei ♂ und ♀.

46. Tag: WG-Junge hetzen einander ungleich häufiger als SG, immer mit „Zerr“-Lauten. Es kommt nie zu Beschädigungskämpfen, knapp vor dem Erreichen „spritzen“ alle auseinander, oder es wird laut beschwichtigt.

54. Tag: erstes „Vorwärts-Imponieren“ (vgl. dazu 42.—46. Tag bei SG!) mit intensivem Scheitelspreizen, doch hat die Mauser kaum erst begonnen: es werden also graugrüne Kopffedern oder erste Blutkiele gesträubt!

58.—80. Tag: Jung-♂ zeigen Kopulationsbewegungen auf Wollflocken, flaumigem Nistmaterial, auch Flechtenbüscheln und (seltener) geplustert dösenden Geschwistern, versuchen es nie bei solchen, die sich nach dem Baden trockenschütteln.

Größere Unterschiede zeigt das Verhalten der Eltern. ♂ und ♀ füttern ab dem 1. Tag alternierend, das mit Futter anfliegende ♂ kündigt seinen

Besuch mit leisen Beschwichtigungslauten (G-Laute, IV.1.1.) an, vibriert, wenn ♀ mit dem Abflug zögert, mit abgestellten Flügeln. Nach der Huderperiode treffen die Partner am Nest kaum mehr zusammen; wenn aber das ♀ auf das fütternde ♂ stößt, so beschwichtigt sie kaum, vertreibt ihn sogar mit „Zerr“ (E-Laut). ♂ mit attraktivem Futter beschwichtigt flügelvibrierend, kann ♀ auch mit aggressiven Schnörkeln (D-Laute) androhen. Beide Eltern füttern stumm, animieren Sperrfaule durch „Nestrand-Hopsen“.

In auffallendem Gegensatz steht die Nahrungswahl vom Schlupf bis etwa zum 7. Lebenstag der Brut: die Eltern ernähren sich solange von ebenso Winzigem, wie sie den Jungen zutragen. In Volieren ließ sich mehrfach beobachten, wie 50-mg-Spannerraupe (sonst begehrte Leckerbissen) zuerst gründlich totgeschlagen, immer wieder in den Schnabel genommen und endlich liegengelassen wurden. Ab dem 10. Lebenstag erhalten die Jungen bedeutend größere Bissen, als sie die Eltern fressen, diese wählen für sich weiterhin nur kleine Objekte, suchen sie oft an anderen Stellen als die Jungennahrung.

Flüggen, unsicher landenden Jungen gegenüber verhalten sich WG anscheinend „nachsichtiger“: im Gegensatz zu SG werden sie nie ange„zerr“t, die Eltern rücken nur beiseite.

VII.3. Entwicklung von Verhaltensweisen, Körpermerkmalen und Lautäußerungen Abb. 38, 39, 42

Nach meinen Befunden verläuft die Entwicklung von WG und SG langsamer als bisher im Schrifttum angegeben (VI.3.2.). Die Nestlingszeit dauert 22—25 Tage und damit länger als bei anderen freibrütenden Singvögeln (Glutz 1962, Niethammer 1937), sie entspricht der von Meisen und Kleibern. Abb. 42 vergleicht die Heran- und Rückbildung von Verhaltensweisen und korrelierten Körpermerkmalen während der Nestlingszeit bei Goldhähnchen und Zaunkönig, *Troglodytes troglodytes* (VII.). Der Zaunkönig zeigt durchwegs eine raschere Entwicklung, lediglich die Rückbildung des Sperrwulstes ist besonders verzögert. Der „Entwicklungsvorsprung“ des Zaunkönigs mag bestätigen, daß die bisher wie bei dieser Art auf 15—17 Tage angenommene Nestlingsdauer der Goldhähnchen stark unterschätzt wurde.

VII.3.1. Verhaltensweisen und korrelierte Körpermerkmale

VII.3.1.1. Nestlingseigene Verhaltensweisen

Sperrren: die Jungen sperren bis zum 11. Tag ausschließlich auf Nesterschütterung (Anflug, Hopsen), ab dem 13. Tag zunehmend stärker auf akustische und optische Reize. Es fehlt also im Gegensatz zu wohl

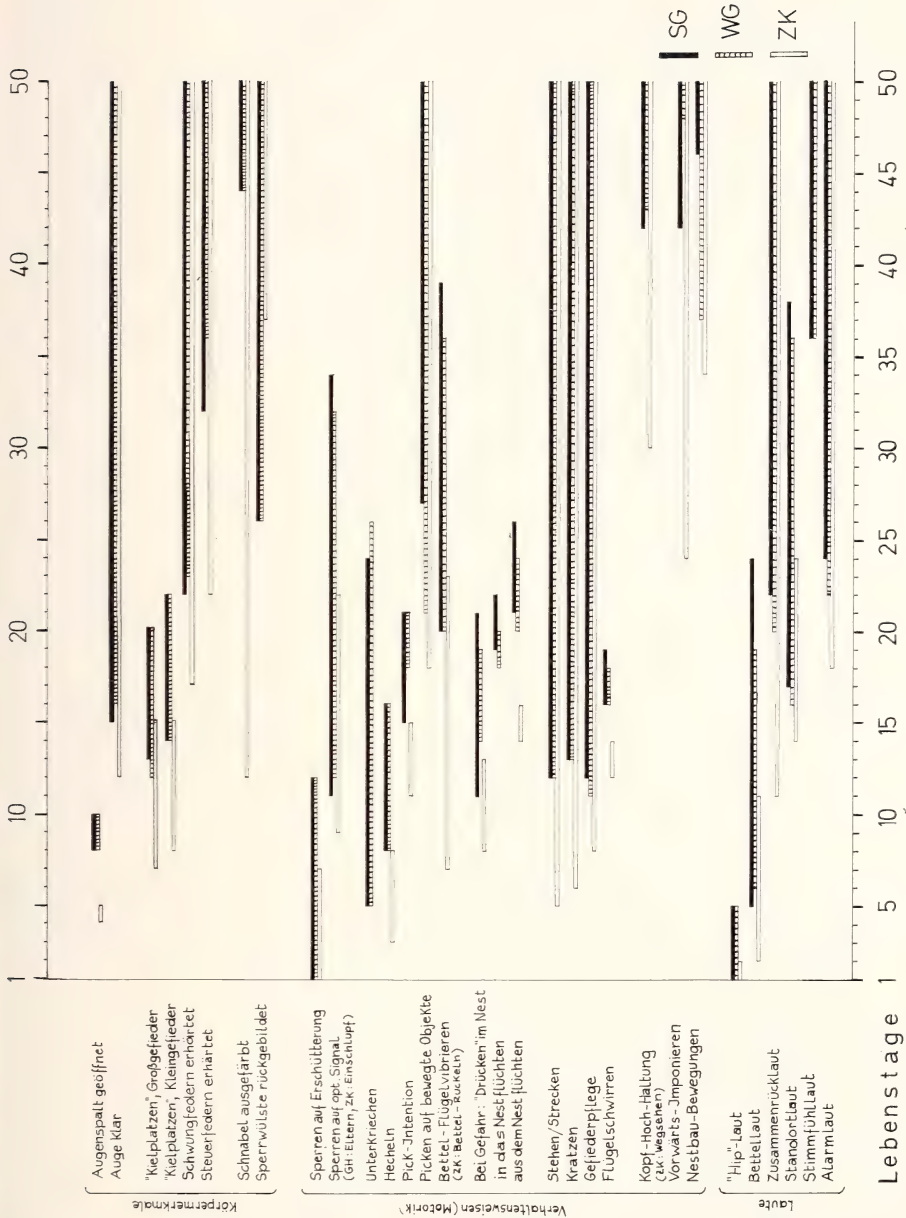


Abb. 42: Juvenilentwicklung von Winter- und Sommergoldhähnchen und Zaunkönig: Vergleichende Übersicht über Heran- und Rückbildung von Körpermerkmalen, Lautäußerungen, Verhaltensweisen.

allen daraufhin untersuchten kleinen Singvögeln ein Fütterlaut der Altvögel als Auslöser für das Sperren.

Unterkriechen: diese Verhaltensweise wurde bisher bei keiner Singvogelart beobachtet. Sie ist offenbar als Anpassung an das enge, aber tiefe Nest entstanden, in dem nicht alle Jungen nebeneinander Platz haben. — Es beginnt am 4. und ist zwischen dem 9. und dem 15. Tag am intensivsten. Es erfolgt an kalten Tagen besonders oft, wird auch noch von flüggen Jungen (WG am 22., SG noch am 25. Tag) geübt! Das unterkriechende Junge strebt zur warmen Nestmitte und hebt dabei schwächere (spätgeschlüpfte) Geschwister, die dann zuoberst sperren. Es gibt also trotz der großen Gelege, trotz des beträchtlichen Schlupfintervalls und der langen Nestlingszeit kein Nesthäkchen-Problem (Löhr 1967), in 21 untersuchten Nestern fand sich kein totes Junges.

Hecheln: Besonders zwischen 8. und 16. Tag wird mit mehr oder minder weit offenem Schnabel geatmet, auch bei niedriger Lufttemperatur (ca. 10° C). Junge Goldhähnchen können in ihrem engen/tiefen Hängenest den Körperkontakt nicht vermeiden, einer Wärmebelastung kann nicht wie bei Nestlingen in flachen Napfnestern (z. B. Corvidae, Prinzinger 1976) durch Auseinanderweichen, sondern nur durch Hecheln begegnet werden. Mit der Entwicklung des Kleingefieders, das sich ab dem 13. Tag öffnet, verbessert sich die thermische Isolation; auch bei hoher Lufttemperatur (29° C) wird dann nicht gehechelt.

Flügelvibrieren beim Betteln außerhalb des Nestes erfolgt vom 20. bis zum 36. Tag. Verfrüht am 19. Tag Ausgeflogene betteln noch ohne Flügelvibrieren. Rückbildung vgl. 34. Tag. — Flügelvibrieren kehrt auch im Adultverhalten wieder: IV.3.2., IV.3.4.

Flügelchwirren: Flugübungen vor dem Flüggewerden erfolgen zwischen 16. und 19. (SG 20.) Tag. Am 19./20. Tag sind die Kiele der Schwungfedern von den Federscheiden weitgehend befreit, die Jungen können notfalls fliegend das Nest verlassen.

VII.3.1.2. Bleibende Verhaltensweisen

werden in der Reihenfolge ihres Auftretens besprochen.

Feindverhalten: vgl. IV.4. Die Jungen reagieren ab dem 10. Tag auf Warnlaute und drücken sich „erstarrend“ in die Nestmulde. Ab dem 15./16. Tag (sobald das Auge klar ist) reagieren sie derart auf bedrohliche Objekte, ab dem 19./20. Tag kann panische Nestflucht erfolgen.

Komforthandlungen: Am 10./11. Tag erfolgt unkoordinierte Gefiederpflege, am 11./12. Stehen und Strecken, am 13. Kratzen (vorne und hintenherum), Sonnenbadehaltung sah ich am 19., Badebewegungen in nas-

sem Gezweig am 21./22. Tag. Sonnenbadeplätze werden etwa ab dem 30. Tag, Bodenwasserstellen wurden erst am 52. Tag unter Führung der Eltern aufgesucht. Isoliert aufgezogene WG entdeckten Boden-Badestellen am 82., SG am 104. Tag!

Beutefang: Erste Pick-Intentionen geschehen am 15. Tag (sobald das Auge klar ist). WG-Junge picken am 21., SG am 26./27. Tag nach sich bewegenden Kleinarthropoden (Collembola, Aphidoidea, Oribatei), fressen sie am 26. (WG) bzw. 27. (SG). Selbständiger Beutefang bis zur Sättigung gelingt ab dem 32./33. Tag zunächst mit „langsamer“ Beute (Opiliones, Wanzen u. a.), ab dem 36. (WG) bzw. 39. (SG) Tag werden auch rasch laufende Spinnen (z. B. *Philodromus*) und große Raupen ergriffen, die Jungen wählen wie Altvögel.

Zusammenrücken: vgl. IV.3.4. Am 18. Tag aus dem Nest genommene WG blieben an Ort und Stelle auf den Fersen sitzen, versuchten nicht, sich anzunähern. Ab dem 19., vollkommen am 20./21. (WG) bzw. 23. (SG) Tag erfolgt Zusammenrücken, zunächst auch untertags. Ab dem 24. (WG) bzw. 28. (SG) Tag nimmt die Bereitschaft, untertags zusammenzurücken, ab: ein dazu aufforderndes jüngeres Geschwister bleibt dann unbeachtet und allein. Bei niederen Temperaturen kann die Zusammenrück-Bereitschaft länger anhalten (z. B. Obergurgl, bis zum 32. Tag bei -3 bis $+4^{\circ}\text{C}$).

Beschwichtigen: vgl. IV.3.2., IV.3.4. Erfolgt beim Zusammenrücken am Schlafplatz vom 29. (WG) bzw. 31. (SG) Tag an, zunächst nur durch „Kopf-Hoch“-Haltung, ab dem 40. Tag auch durch Wegsehen. Flügelputzen kommt zwar schon bei Frischflüggen vor, ritualisiert erst um den 40. Tag, dann nur durch die außen Sitzenden nach dem Wegsehen.

Verfolgen: vgl. IV.2. Ab dem 24. (WG), 25. (SG) Tag erkennbar. Dieses spielerische Hetzen ist besonders häufig zwischen dem 37. und dem 50. Tag; WG nähern sich dabei fast auf Berührung, SG halten Abstand. Darauf folgt häufig:

Vorwärts-Imponieren, vgl. IV.3.1.3. Bei SG schon am 37. Tag erkennbar, am 42. (SG) bzw. 54. (WG) ausgereift. Beiden Arten fehlt zu diesem Zeitpunkt noch der gelbe, dem Gegner/Partner darzubietende Scheitel, sie sträuben die graugrünen Kopffedern und die ersten Blutkiele. — Die Jugendmauser beginnt ab dem 38.—41. Tag, erste gelbe Scheitelfeder-Spitzen erscheinen frühestens am 46. (SG) bis 53. (WG) Tag!

Nestbau-Handlungen: vgl. Thaler (1976). Schon 18—20-tägige Nestlinge bringen Zupf-Bewegungen oder Randverstreichen. Junge WG ab dem 37., SG ab dem 46. Tag führen in wechselnder Reihenfolge und ohne Zusammenhang verschiedenste Baubewegungen aus.

Kopulations-Bewegungen: vgl. IV.3.3.3. Jungvögel kopulierten zwischen 50. und 80. Tag auf Geschwistern (SG), auch auf Ersatzobjekten (WG).

Brutpflege-Handlungen: Isoliert aufgezogene WG brachten am 38.—42. Tag Fragmente von Brutpflege-Handlungen wie übertriebenes Weichklopfen kleiner Beute, Bündeln und langes Umhertragen von besonders weichhäutigen Insekten und kleinen Schnecken.

VII.3.2. Lautäußerungen

Abb. 38, 39

Hip-Laut: Abb. 38/1,2, 39/1—3. Vom Schlupf bis ungefähr zum 5. Tag rufen Goldhähnchen-Nestlinge wie viele Singvögel (Thielcke 1965) ein leises „Hip“. Der Laut hat offenbar weniger Bettel- als Signalfunktion und unterstützt die Nestbindung. Er wird auch die Umstellung der Eltern vom Ei auf das Junge erleichtern und Fehlleistungen vermeiden helfen (Thielcke 1970: 210, Nicolai 1956, Curio 1959). — Frischgeschlüpfte (1. Tag) rufen verhältnismäßig lautstark (für mich 3 m hörbar) und pausenlos und fahren derart noch 2—3 Tage fort, wenn sie schlecht gehudert werden. Normal gepflegte Junge rufen schon am 2. Tag nahezu unhörbar leise und in großen Abständen.

Bettellaut: Abb. 38/3—8, 39/4—8. Ab dem 5./6. Tag formt sich das „Hip“ zum gedehnteren Bettellaut um und wird nur während des Sperrens bzw. als Antwort auf den Bündellaut der Eltern gerufen. Die Jungen äußern diesen Bettellaut nur im Nest, also spätestens bis zum Flüggewerden, 22./25. Tag. — Aus dem Bettellaut entwickeln sich der Zusammenrück- und der als Bettellaut außerhalb des Nestes dienende Standortlaut.

Zusammenrücklaut: Abb. 38/12, 39/13. Entsteht aus dem Bettellaut etwa um den 20.—21. Tag und wird gleich bei den ersten Zusammenrück-Versuchen außerhalb des Nestes verwendet, wandelt sich um zum K-Laut der Altvögel. Verfrüht am 19. Tag Ausgeflogene kuscheln sich ohne Zusammenrücklaut aneinander und betteln auch außerhalb des Nests mit Bettellauten!

Standortlaut: Abb. 38/9—11, 39/9—12. Entsteht aus dem Bettellaut schon am 16.—17. Tag und wird im Schreck schon am 15. Tag gerufen (vgl. Beobachtungen Koenigs 1951 an Bartmeisen). Dieser Laut dient den Flüggen als Bettellaut außerhalb des Nests, im Nest betteln sie mit Bettellauten. Der Standortlaut bleibt im Repertoire der Altvögel fast unverändert als I-Paarbindungslaut erhalten. Ab dem 36. Tag entstehen aus ihm durch Elementverkürzung die adulten Stimmfuhl- und Fluglaute (A-Laute).

Verfolgungslaut: setzt am 22.—24. Tag mit dem ersten Nachfliegen/Verfolgen ein, konnte spektrographisch nicht erfaßt werden, klingt viel-

leicht „weicher“ und scheint sonst mit dem E-Laut „Zerr“ der Adulten übereinzustimmen. Seine Häufigkeit nimmt bei SG etwa ab dem 30. Tag ab, bei WG zu.

Alarmlaute: bei WG/SG ab dem 22./24. Tag, jüngere drücken sich stumm. Wie bei den Altvögeln (langer Alarm, O-Laut) nur in tieferer Tonlage (7—8 kHz).

Jugendgesang: Abb. 38/13—16, 39/14—18. Setzt am 37. (SG) — 41. (WG) Tag ein und entwickelt sich bis zum 80. Tag zum vollen adulten Plaudergesang (IV.1.3.).

VII.3.3. Diskussion

Der langen Nestlingszeit können zwei Verhaltensweisen besonders entsprechen, Unterkriechen und Betteln. Das Unterkriechen ist ein wirksames Mittel gegen eine Zunahme des Entwicklungsrückstandes (max. 3 Tage) der Jüngsten. Obgleich die Erstgeschlüpften ihren Vorsprung behalten und die Verhaltensunterschiede sich erst um den 50. Tag ausgleichen, werden die Geschwister zusammen flügge, da bei ungestörter Brut ältere Geschwister weiter ins Nest zurückkehren und dort unterkriechen. Bei Schachtelbruten kann sogar nur ein Elter schon ab dem 11.—12. Tag (vgl. auch Pontius 1960) die Jungen verlustlos hochbringen.

WG- und SG-Nestlinge galten bisher als stumm (Harry 1962, Heft 1965, Pontius 1960). Doch sind ihre Bettellaute nur besonders leise. Eine Goldhähnchen-Brut wird also durch die verborgene Anlage des Nests, durch die Tarntracht der Eltern und deren in Nestnähe besonders heimliches Verhalten, aber auch durch ihre eigenes „Stillehalten“ geschützt.

Das Verhalten der Geschwister beginnt sich um den 17.—18. Tag zu synchronisieren: Aktivitäts- und Ruheperioden werden aufeinander abgestimmt. Damit können die komplizierteren Verhaltensweisen einsetzen. Diese und das Lautrepertoire entfalten sich bis zum Beginn der Jugendmauser (37. bzw. 42. Tag) bzw. dem Ende der Führungszeit (52. Tag SG). Von den nestlingseigenen Verhaltensweisen und Lauten setzt der Hip-Laut schon am 5. Tag aus, Unterkriechen und Bettellaut enden mit dem Flüggewerden, die übrigen während der Führungszeit. — Vorwärts-Imponieren, Nestbau-, Kopulations- und Brutpflegehandlungen der Jungvögel hören mit der im Alter von ca. 3 Monaten einsetzenden Zugunruhe auf.

Tabelle 5: Morphologische und Verhaltens-Unterschiede zwischen WG und SG

	WG	SG
Gesamthabitus:		ähnlich
Gefiederfärbung	matter	kräftiger
Augenstreif	fehlt	schwarzer Augen-, heller Überaugenstreif
Tastfedern	nur juvenil vorhanden	adult vorhanden
Körperlänge		gleich
Körpergewicht		nahezu gleich
Motorische Verhaltensweisen, Normalverhalten:		
Normalflug		gleich
Flügelzucken	schnell, flacher seitlich	langsamer, höher
Schwirrfiegen	kurzbogig	weitbogig
bevorzugter Aufenthalt bei der Nahrungssuche	dichte Äste, Ast-Unterseite	lichteres Geäst, Ast-Oberseite
Partner-, rivalenorientiertes Verhalten:		
Imponieren	aufrechte Haltung; kein „intensives Plusterimponieren“; „Vorwärts-Imponieren“ mit nach unten gerichtetem Schnabel, deutliche Auf/Ab-Bewegung	flach-geduckte Haltung: „intensives Pluster-Imponieren“; „Vorwärts-Imponieren“ mit vorwärts gerichtetem Schnabel; Aufwärts-Bewegung angedeutet/fehlend
Kämpfen, Beschwichtigen		ähnlich
Kopulationsaufforderung ♀	ohne Flügelvibrieren	meist mit Flügelvibrieren
Balzfüttern	fehlt	regelmäßig während der Bebrütung
Schauflüge	Spiralflüge	Sturzflüge
Zeige-, -Aufforderungsflüge		gleich
Feindverhalten		ähnlich
Angstreaktion		ähnlich
Revieransprüche		gleich (?)
Paarbildung	intensives, andauerndes Hetzen	kurzes Hetzen, „intensives Plusterimponieren“
Nistplatzwahl		gleich
Nestbau	zumindest bei Erst-nestern ♀ ♂ gemeinsam	♂ begleitet nur
Nestbautechnik der ♀		ähnlich
Legeperiode, Bebrütung, Schlupftermine		ähnlich/ gleich
Eifärbung, -zeichnung	gelblich-graugewölkt	rötlich gesprenkelt
Jungenpflege, -entwicklung		ähnlich

	W G	S G
Lautäußerungen:	durchwegs bei 8 kHz und höher	7—8 kHz, selten höher
Reviergesang	1 Strophentyp, variabler Schlußteil	bis zu 5 verschiedene Strophentypen, keine deutlichen Schlußteile
Plaudergesang	fließend-ungegliedert	phrasig gegliedert
Stimmfühl laut	scharf	weicher
Distanzlaut	schmalzend, hart	weich
Imponierlaute	weicher, öfter gereiht	scharf, abgesetzt, oft 2mal wiederholt
Verfolgungslaut		ähnlich
Aggressionslaute (D 2)		ähnlich
Beschwichtigen	laut, etwas abgesetzt	sehr zart, fließend, kaum 1 m hörbar
Wutlaute	6—8 kHz	3—6 kHz
Erregungslaute	„Ssissigürrü“ usw.	„(Ei)-WeiJa“ usw.
Kopula	♂ oft stumm, ♀ stumm (evtl. Neststimmlaute)	♂ gegliederte Kopulationsstrophe, ♀ beschwichtigt
Balzfütterlaute	fehlen	vorhanden
Paarbindungslaute	weich	scharf, hart klingend
Neststimm-, Zusammenrücklaute	sehr hohes, zartes Schwirren	viel tiefer, etwas abgesetzt, oft doppelstimmig, volltönend
Bündellaute	„scheppernd“	schrill
Kurzer Alarm	gedehnte Einzelelemente	Einzelelement kürzer, scharf
Langer Alarm	abgesetzte, langgezogene Einzelelemente	phrasig gereimte Elemente
Angstlaute		ähnlich
Standortlaute (Juv.)	meist zwitschernd-rasch gereiht	abgesetzt, scharf klingend

VIII. ZUSAMMENFASSUNG

Tabelle 5

1. Das Verhalten von Sommer- und Wintergoldhähnchen (SG, WG) wird nach Volieren- und Freilandbefunden im Zeitraum 1967—1974 geschildert. Der Arbeit liegen ausführliche Beobachtungen an 56 gekäfigten WG, SG und in 9 Freiland-Untersuchungsflächen in der Umgebung Innsbrucks und bei Obergurgl (Nordtirol) zugrunde. Beide Arten konnten erstmals erfolgreich gezüchtet werden.

2. Laute: 16 (WG) bzw. 17 (SG) im Sonagramm distinkte Laute werden unterschieden und, da eine phonographische Darstellung nicht durchführbar war, ihrer Funktion nach geordnet: A-, Stimmfuhl- und Fluglaut; B-, Distanzlaut; C-, Impo-
nierlaut; D-, Aggressionslaut; E-, Verfolgungslaut; F-, Wutgesang; G-, Beschwich-
tigungs-laut; H-, Erregungs-laut; I-, Paarbindungs-laut; J-, Neststimmlaut; K-, Zu-
sammenrück-laut; L-, Balzfütter-laut (SG); M-, Bündellaut; N-, Kurzer Alarm; O-,
Langer Alarm; P-, Hassen; Q-, Angstschrei. — Nach dem Gehör lassen sich nur
wenige Rufe ansprechen, für ihre Identifikation war das Sonagramm unentbehr-
lich.

Bei beiden Arten gleichen sich nur Laute, die in der Refraktärphase den Zu-
sammenschluß gemischter Schwärme begünstigen. Verschieden sind viele ago-
nistische und alle partnerbezogenen Rufe. Diesen kommt somit artisolierende
Funktion zu. — Alle Laute sind angeboren.

3. Gesänge: Die Reviergesänge beider Arten unterscheiden sich sowohl im
Strophenbau als auch in Abfolge und Gestalt der Lautelemente. Bei SG ließen
sich die 5 verschiedenen Strophentypen wenigstens 2 verschiedenen Funktions-
kreisen zuordnen: Revierfestlegung und Anlocken des ♀. Der Reviergesang ist
in seiner endgültigen Form nicht angeboren, er wird im Nestlingsalter erlernt. —
Eine weitere Gesangsform, der „Plaudergesang“, entwickelt sich fließend aus
dem Jugendgesang und scheint weitgehend funktionslos. Er wird, im Gegensatz
zum Reviergesang, auch von ♀ geäußert.

4. Normalverhalten bei der Nahrungssuche: WG untersuchen hüpfend-kletternd
und schwirrfliiegend möglichst dichtes, buschiges Gezweig besonders unterseits,
SG bewegen sich hüpfend-schwirrfliiegend häufiger an der Ast-Oberseite, suchen
„oberflächlicher“ und rücken rascher voran. WG bevorzugen zu allen Jahres-
zeiten winzige, SG größere Beute.

Beide Arten zucken pausenlos mit den Flügeln; SG heben die Flügel stärker
an, die Bewegung verläuft außerdem langsamer und läßt sich mit freiem Auge
unschwer erkennen. Flüge über größere deckungsfreie Strecken werden möglichst
vermieden. Die während der Nahrungssuche häufigsten Laute sind: Stimmfuhl-
und Fluglaut, Distanz- und Verfolgungslaute; mit dem Fluglaut wird auch der
nächtliche Zug eingeleitet.

5. Agonistisches und Partner-bezogenes Verhalten: Bei WG und SG deutlich
verschieden, wenngleich die Grundformen ähnlich und vielfach von Gefieder-
und Scheitelsträuben begleitet sind. — Bei WG und SG erfolgt ein relativ
ähnliches Pluster-Imponieren geringer Intensität, nur bei SG ein intensives Plu-
ster-Imponieren mit maximalem Gefiedersträuben bei „verdecktem“ Scheitel.
Beide Arten zeigen dem Partner und Rivalen gegenüber ein artspezifisch ver-

schiedenes Vorwärts-Imponieren. WG bieten dem Gegner/Partner das leuchtend gefärbte, weit gespreizte Scheitelgefieder unter starren Auf-Ab-Bewegungen. SG bieten zum gespreizten Scheitel auch die auffallende Gesichtszeichnung: sie strecken den Kopf gerade aus, winkeln ihn nie, wie WG, nach unten ab, knicken dabei im Fersengelenk nach vorn. Als Lautäußerungen erfolgen besonders Aggressions- und Erregungslaute. — Es kämpfen nur die ♂. Interspezifische Auseinandersetzungen geschehen kaum. Intraspezifische Kampfhandlungen sind im Herbst ungleich häufiger als im Frühjahr. Beim Frühjahrs-Revierkampf wird der eingedrungene Rivale in raschem Angriffsflug vertrieben, WG orten ihn hochbeinig, SG flach geduckt. Bei Herbstkämpfen fallen die Goldhähnchen sogar ineinander verkrallt bis zum Boden. — Aggressions- und Verfolgungslaute, Wutgesang können den Kampf begleiten, zur Brutzeit verläuft er meist schweigend.

6. Beschwichtigen: Besonders für ♀ zur Anpaarungsphase wichtig. Beide Arten verhalten sich ähnlich: Gefieder geplustert, Scheitel verdeckt, Flügelvibrieren und häufige Übersprungbewegungen. Auch ♂ beschwichtigen so ihre Nestdominanten ♀. — Verbunden mit Beschwichtigungslauten, seltener Distanz- und Bündellauten.

7. Paarbildung: WG- und SG-♂ verfolgen ihre eben im Revier eingetroffenen ♀ mit zunehmend häufigeren „Hetzkopulae“, denen sich die ♀ entweder durch Flucht (WG) entziehen, oder unter Drohschnabelöffnen (bes. SG) abdrohen. WG hetzen andauernd und aggressiv, SG kürzer und nur über kurze Distanz. — Falls das ♂ das ♀ in die Enge treibt und „vergewaltigt“, finden zwar Kopulationsbewegungen, aber kein Kloakenkontakt statt. — Hetzkopulae werden von Erregungs- bzw. Beschwichtigungslauten, auch Paarbindungs- und Alarmlauten begleitet.

8. Kopula: Die Kopulationsaufforderung ist bei beiden Arten verschieden. WG-♀ sitzen bewegungslos in flach-geduckter Haltung mit leicht geplustertem Gefieder, SG vibrieren mit seitlich abgestellten Flügeln. Auffordernde ♀ tragen häufig eine Feder im Schnabel. — Kopulationswillige ♂ fixieren in „Vorwärts“-Haltung, fliegen auf und kopulieren. Sie krallen sich im Schultergefieder der Partnerin fest, ohne das Kopfgefieder zu ergreifen. — Auffordernde WG-♀ sind häufig still, SG-♀ rufen Beschwichtigungs-, auch Paarbindungslaute. WG-♂ leiten die Kopula mit Erregungslauten ein, vollziehen sie stumm oder unter leisen Neststimmlauten. SG rufen eine gegliederte Erregungs„strophe“.

9. Balztanzen: In starken aggressiv-sexuellen Konfliktsituationen auftretend, ein übertriebenes „Vorwärts-Imponieren“ mit eng angelegtem Gefieder, maximal gesträubtem Scheitel. Meist verhalten sich die ♂ dabei still, seltener gibt es Imponier- und Aggressionslaute.

10. Neststimmen und Zusammenrücken: Ermöglichen ein Unterschreiten der Individualdistanz. WG- und SG-♂ leiten damit die Nistplatzwahl und den Baubeginn ein; ♀ neststimmen nur kurz zu Baubeginn. WG-♂ tragen dabei oft Baustoffe, SG-♂ nie. Beide vollführen am zukünftigen Nistplatz kreiselnde, ritualisierte, übertriebene Baubewegungen, ihre Neststimmlaute, ein hohes, zartes „Schwirren“, unterscheiden sich.

Das Zusammenrücken leitet das Schlafen auf Gefiederkontakt in Zugschwärmen, aber auch zwischen Partnern und Nestgeschwistern ein. WG und SG sind dabei stark geplustert und rücken unter Seitwärtstrippeln hin und her, bis der Gefiederkontakt hergestellt ist. Größere Schwärme rücken unter „Kopf-Hoch“-Haltung aneinander, Paare „sehen weg“.

11. Balzfüttern: Nur bei SG. Das SG-♂ bringt dem brütenden ♀ unter charakteristischen Lautfolgen möglichst große, deutlich in der Schnabelspitze sichtbare Beute ans Nest.

12. Erregungsflüge: Schauflüge bei der Revierfestlegung gelten dem Rivalen, Zeigeflüge sind Partner-orientiert. Schauflüge der WG verlaufen spiralförmig, der SG geradlinig. Die kurzbogig-„hüpfenden“ Zeigeflüge sind bei WG und SG gleich. Aufforderungsflüge scheinen besonders flüggen Jungen zu gelten und sie bei Gefahr zum Abfliegen zu bringen.

13. Feindverhalten: „Kurzer Alarm“ gegenüber entfernten Flugfeinden, „Langer Alarm“ und Einfrieren gegenüber dem Sperber. Auf Nestfeinde wird gehaßt. — Gegriffene WG und SG verfallen in Akinese und stoßen rhythmisch grelle Angstschreie aus.

14. Revierverhalten: WG und SG sind territorial. Die Brutreviere enthielten 16—22 hochstämmige Fichten, die Anzahl der übrigen Laub- und Nadelbäume schwankte stärker. Alle Reviere waren ca. 10 Ar klein, auch bei geringer Besiedlungsdichte (Obergurgl) fand keine Ausweitung statt. WG besetzten ihre Reviere frühestens ab Ende Februar, SG ab Ende März, doch wurden Neuzuzügler noch im Juli notiert. Beide Arten singen anfangs in einem großen „Vorrevier“, das bei Eintreffen der ♀ auf das eigentliche „Brutrevier“ eingeengt wird. „Neststimmen“ leitet den Nestbau ein. WG- und SG-♂ weisen zeigefliegend ihren ♀ günstige Fichten-Kammäste, den Nistort bestimmt das ♀.

15. Nestbau: Thaler 1976

16. Eiablage: Beginnt schon in der Polsterphase. Die Gelegegröße schwankt zwischen 6 und 12 ($\bar{x}$ = 8,7). Die ♀ legen täglich frühmorgens. Kopulae finden besonders 2—1 Tag vor Ablage des ersten, dann wieder nach Ablage des 5. — 6. Eis statt. WG- und SG-♀ wiegen zur Legezeit 6—8 g, fressen bis zu 12 g/Tag. Zur Schalenbildung benötigen sie Gehäuseschnecken, die sie am Boden oder an Stämmen suchen. Eiträchtige ♀ hüpfen weniger, zucken weniger oft mit den Flügeln. Die ♀ beginnen während der Eiablage im Nest zu übernachten, die Zahl der Übernachtungen beeinflusst den Schlupftermin.

17. Bebrütung: beginnt vom dritt- bis vorletzten Ei und dauert 15—17 Tage. Es brüten nur die ♀, ein Brutfleck war nicht feststellbar. Die Brutleistung betrug im Freiland 51—73 % (in Volieren bis 90 %). Bruttemperaturen betrugen im Mittel 39,4—39,8°C (gemessen am 9., 12., 15. Bruttag), das Maximum war 41,2. — Das brütende ♀ wendet die Eier strampelnd, nicht mit dem Schnabel. Die Brutpausen dienen intensivster Nahrungssuche und der Abgabe des voluminösen Brutkotes; der Sättigungsgrad bestimmt die Pausenlänge, Maximum 23 min (SG). Bei rasch erreichbarer Nahrung in Volieren sind die Pausen kürzer und die Brutleistung höher. — Das Einschlüpfen erfolgt wie das Abfliegen auf gleichbleibender Route. Vor dem Weiterbrüten neigt sich das ♀ in die Mulde, prüft vermutlich die Eitemperatur. — Die ♂ singen in den Brutpausen nicht, sondern begleiten bzw. halten Stimmföhlkontakt. Nur SG-♂ (nicht WG) füttern ihr brütendes ♀. — Goldhähnchen-Eltern zeigen ab dem 14.—16. Bruttag Fütterintentionen (auch an unbefruchtetem Gelege!) und verhalten sich wie beim Atzen Frischgeschlüpfter. Sie „kennen“ also den Schlupftermin; das Atzen wird nicht durch Schlüpfbewegungen und Eigeräusche ausgelöst. Balzfüttern und Jungenfüttern sind verschieden.

18. Jungenpflege: Der Schlupf erfolgt am 15.—17. Bruttag, verteilt sich auf 2—3 Tage. Die ♀ hudern insgesamt 7, übernachten 8 Tage auf ihren Jungen. Die Huderleistung sinkt gegenüber der Brutleistung um ca. 30 % und ist nicht witterungsabhängig. Hudernde ♀ sind am Nest dominant. SG-♂ übergeben das Futter dem ♀, wenn es nicht ausweicht. — Frischgeschlüpfte Junge werden mit Collobolen versorgt. Vom 6. Tag ab erhalten sie neben immer umfangreicheren Futterbündeln auch Einzelbeute; das Gewicht einer Portion ist ziemlich konstant 90 mg. Das Nahrungsspektrum ist vielseitig, ein einseitiges Angebot in Volieren führt zu Fehlverhalten. Zwischen dem 5. und dem 10. Tag, letztmals am 13. Tag, werden zahlreiche Gehäuseschnecken verfüttert (Kalkbedarf). Befiederte Junge erhalten größere Beutetiere, als sie von ihren Eltern verzehrt werden. Einen Fütterlaut konnte ich nicht feststellen. — Bis zum 4. Tag verschlucken beide Eltern den Kot der Nestlinge. Danach tragen sie ihn aus und legen ihn nestfern ab. Pathologisch veränderter Kot (z. B. fehlende Membran) wird nicht berührt. — Eine spezielle Nestreinigungshandlung war nicht feststellbar, Fraß- und Kotreste werden strampelnd in die Polsterung eingearbeitet.

19. Nestlingszeit: Länger als im Schrifttum angegeben. Bei Störung können Jungvögel am 19. Tag ausfliegen, ungestörte Bruten werden zwischen dem 22. und dem 25. Tag flügge. Die Jungen fliegen nicht gleichzeitig, sondern auf 2—3 Tage verteilt aus; Nesthäkchen veranlassen ihre älteren Geschwister zur Rückkehr. — Flüge Junge werden meist bis zum 34. Tag gefüttert und noch länger geführt, z. B. zu regensicheren Unterständen und Schlafplätzen. Die Altvögel waren häufiger, die ♂ bringen Reviergesang.

20. Zweitbruten erfolgen regelmäßig, zumeist als Schachtelbruten in neuem Nest. Seltener wird das Erstnest weiterverwendet.

21. Postembryonale Entwicklung: Bei beiden Arten nahezu gleich, wird sie am Beispiel einer SG-Brut ausführlich geschildert. Die Jungen haben 4 Büschel Nestdunen am Kopf. Das Großgefieder beginnt sich am 11.—12., das Kleingefieder am 13.—14. Tag zu öffnen. Am 22. Tag sind sie befiedert. — Die Jungen geben an den ersten Lebenstagen den Kot nach Bepicken der Kloake ab, später „präsentieren“ sie bis zur Abnahme und schieben ihn ab dem 10. Tag über den Nestrand. — Sie sperren anfangs nur auf Nesterschütterung durch das anfliegende bzw. am Nestrand „hopsende“ Elter. Vom 4. Tag ab wühlt sich das abgefütterte Junge unter die Nestgeschwister und hebt diese („Unterkriechen“). Dadurch kommen die schwächsten/letztgeschlüpften zuoberst zu liegen, es gibt also kein „Nesthäkchenproblem“. — Trotzdem ist ein Schlüpfvorsprung von 1—2 Tagen während der ganzen Entwicklungszeit erkennbar und verwischt sich erst um den 50. Tag. Die Augen öffnen sich am 7., erste optische Wahrnehmungen und Reaktionen auf akustische Reize sind am 8./9. Tag erkennbar. Erste unkoordinierte Gefiederpflegehandlungen und Streckbewegungen erfolgen am 11./12. Tag, Flugübungen beginnen am 16., Klettern am Nestrand und in Nestnähe am 20. Tag.

22. Lautentwicklung: bei beiden Arten ähnlich. Unmittelbar nach dem Schlupf rufen sie einen „Hip“-Laut und äußern ihn weiterhin in regelmäßigen Abständen, am 2. Tag leiser und unregelmäßig. Er ändert sich am 5./6. Tag zum ebenso leisen Bettellaut. Aus diesem entwickeln sich der Zusammenrücklaut, Standortlaut und endlich Stimmfuhl- und Fluglaut. Jugendgesang setzt bei SG am 36., bei WG am 41. Tag ein. Ab dem 60. Tag verfügen die Jungvögel über das adulte Lauterepertoire und die entsprechenden Verhaltensweisen.

IX. SUMMARY

Systems of action of Goldcrest (*Regulus regulus*) and Firecrest (*R. ignicapillus*) and their ethological differentiation

1) The behaviour of Goldcrest and Firecrest (Wintergoldhähnchen, WG, Sommergoldhähnchen, SG) is described from observations in aviaries and in the field during the years 1967—1974. Field observations were done in 9 observation areas in Northern Tyrol (around Innsbruck, 600—1000 m a.s.l., and Obergurgl, 2000—2100 m a.s.l.). 56 WG, SG were studied intensively in aviaries and successful breeding was obtained for the first time in captivity.

2) Vocal inventory, Calls. From sonograms there have been identified 16 (WG) resp. 17 (SG) distinct calls, by ear there are less calls discernible. They are named regarding to their function, not in a phonographic way: A Contact call and Flight call; B Distance call; C Display call; D Aggressivity call; E Persecution call; F Rage call; G Appeasement call; H Excitation call; I Contact call of pairs; J Mood induction call for nesting; K Assembly call; L Courtship feeding call (SG only); M Bunching call; N Alarm call against a distant predator; O Hawk alarm; P Mobbing call; Q Anxiety cry. — All the calls are innate. Calls similar in both species and enabling the contact in mixed flocks are used in the refractory period. Agonistic and pair bonding calls are all different and serve as an isolating mechanism between the sibling species.

3) Vocal inventory, Songs. The Territorial songs of both species (males only) differ in their strophes, in the sequence as well as in the shape of the elements. WG have a single rather uniform strophe with a wide variety in the ending parts. In SG it was possible to distinguish 5 different strophe-types belonging to 2 functional cycles at least: fixation of the territory and attraction of females. The territorial songs are not completely innate: the sequence of the elements must be learned in the nestling period. — A further type of song, "Subsong", has no agonistic function. It develops gradually from the juvenile song and can be heard even from females.

4) "Normal Behaviour" performed during food-searching. WG move jumping, climbing and hovering especially along the under side of dense and bushy branches. SG move more often on the upper side, they seem to search more "superficially" and proceed more rapidly. Throughout the year WG prefer tiny prey, SG select quite larger objects. — Both species perform continuously unilateral and bilateral wing flicking. SG lift up their wings higher and more slowly, so that the movement can be followed easily by eye. — Flights across open areas are avoided. — Main calls in normal behaviour are: contact call (A), flight call (A), distance call (B), persecution call (E). — Flight calls also introduce nocturnal migration.

5) Agonistic and Partner bonding behaviour. The basic postures and movements of both species consist mainly in fluffing body feathers and in ruffling the crest; but they are clearly different. Both species show a rather similar fluffing display of little intensity. An intensive ruffling display with maximally erected body feathers and closed crest exists only in SG. Both species show "Forward display" against rival and partner. WG face each other with their bright crests fully erected while jerking strongly up and down. SG present each other simultaneously erected crest and distinctively designed face. They stretch their heads and bend forward in their tarsal joints, they never bow down the bill as WG do. — Calls:

especially aggressivity call (D), excitation call (H). — Fighting. Only males are fighting. Interspecific fights occur only rarely, intraspecific fights are much more frequent in autumn than in spring. In spring, in a territorial fight the rival is dispelled by a very rapid aggressivity flight. WG fix the rival with the intertarsalia nearly stretched, SG fix in a hunched posture. In autumn fights WG and SG often grasp each other, they even may fall to the ground. — Calls: aggressivity call (D), persecution call (E), rage call (F). When the breeding period has advanced, the rare fights are performed without any call.

6) Appeasement behaviour. Very important for ♀ at the beginning of pair formation. Similar in both species: feathers are fluffed, crest nearly closed, sometimes accompanied by wing quivering and displacement activity. A male may show appeasement behaviour against the nest-dominant ♀. Calls: appeasement call (G); rarely distance call (B), bunching calls (M).

7) Pair formation. A ♀ newly arrived in a ♂'s territory is persecuted first aggressively and over wide distances (WG) resp. over short distances only (SG). They fly away (WG) or may show (particularly SG) "threat bill opening". If a ♂ succeeds to grasp the ♀ and to take the mating posture, he performs copulatory movements, but without cloacal contact. These "inciting copulations" become more and more frequent. — Calls: excitation call (H), appeasement call (G), contact call of pairs (I), alarm calls (N).

8) Copulation. ♀ differ in the manner of soliciting copulation. WG♀ sit motionless in a slightly hunched posture, body feathers fluffed; SG show furthermore wing quivering, WG and SG often carry a feather in the bill. ♂ fix the ♀ in "forward display" and take the mating posture, grasping the feathers at the ♀'s shoulders without neck biting. — Calls: WG♀ may solicit silently, SG♀ with appeasement calls (G) and contact calls (I). WG♂ start with excitation calls (H), copulation is done with soft J-calls or silently. SG♂ sing a multiple phrase excitation-"strophe".

9) Courtship dance. An exaggerated "forward display" with sleeked body plumage and extremely ruffled crest, in conflict situations between aggressive and sexual tendencies. — Calls: mostly silent, sometimes display calls (C), aggressivity calls (D).

10) Induction for nesting; Assembling. Behaviour patterns which allow to neglect the individual distance. ♂ induce for nesting when demonstrating the nest place, ♀ do so for a short period at the beginning of nest building activity. WG♂ (never SG) may carry a nest material when inducing, — ♂♀ perform ritualized exaggerated helical nest building movements at the nesting place. — Calls: J-calls, different in both species.

Assembling initiates sleeping in close contact; so do migratory flocks as well as mates and nest siblings. While assembling they are strongly fluffed and move with small side steps on and back until close contact has been attained. Large flocks take contact with bill raising (head up posture); mates face away from each other.

11) Courtship feeding. SG only. The ♂ with characteristic L-calls carries to the incubating ♀ prey items as large as possible, well visible in the point of his bill.

12) Excitation flights. Display flights help to designate the territory against the rival. WG fly in spiral lines, SG perform straight flights. Pouncing flights are

intended for the mate and are similar in both species, a short "hopping" flight. In case of danger fledglings are forced to move away with invitation flights.

13) Reaction to predators. "Short alarm" (N calls) against a distant overhead predator; "Long alarm" (O calls) and freezing against the hawk; mobbing against owls and nest predators. — When grasped WG and SG fall in akinesis and emit sharp anxiety cries (Q calls).

14) Territorial behaviour. WG and SG are both territorial birds. Breeding territories had a mean area of about 10 ares and contained 16—22 high spruces and a more variable number of various other trees. They were not extended at a lower population density, not even at Obergurgl, where only 1 pair bred. — Around Innsbruck the earliest WG (SG) territories are designated at the end of February (March); but new arrivers have been observed even as late as in July. The ♂ of both species initially sing in a much larger preterritory, which becomes restricted when the ♀ arrive. Induction for nesting behaviour is followed by nest building activities. ♂ demonstrate suitable nesting places with pouncing flights; the final nesting place is selected by the ♀.

15) Nesting behaviour. See Thaler (1976).

16) Egg laying. Begins already during lining. The clutch size varies from 6 to 12 ($\bar{x} = 8.7$). ♀ lay daily, early in the morning. Copulations take place 2—1 day before laying the first egg and again after the 5th or 6th egg. Gravid ♀ weigh 6—8 g and eat about 12 g per day. — On the ground surface and on trunks they search for snails which they need to produce the egg shells. Gravid ♀ avoid jumping and show less wing flicking. During egg laying ♀ start with passing the night in the nest thus influencing the moment of hatching.

17) Incubation starts with the penultimate or antepenultimate egg respectively and lasts 15—17 days. Only ♀ incubate; a brood patch could not be recognized. Incubation rates were 51—73 % in the field and much higher in aviaries, about 90 %. Mean incubation temperature varied from 39.4 to 39.8°C as measured on the 9th, 12th, and 15th day; maximum was 41.2°C. — Egg turning is done by kicking them with the feet, not with the bill. — Incubation intervals are used by ♀ for an intensive search of food and to release the voluminous brood faeces; their length depends on the ♀'s satiation, its maximum (SG) was 23 minutes. In an aviary where food is easily available, these intervals become shorter and the incubation rate is higher. — Flying to and off the nest is done always by the same routes. Before sitting down again, ♀ dip the bill into the cup, probably feeling the clutch temperature in this way. — In incubation intervals ♂ do not sing, but take contact by calling and accompany the ♀. SG ♂ (not WG) feed their incubating mate. From the 14th to the 16th day of incubation the parents may show feeding intentions, even if the clutch is not fertilized. Thus apparently they "know" the hatching period and feeding is not released by movements or vocalizations from inside the egg. In SG, courtship feeding and feeding of the young are different patterns.

18) Care of the young. The nestlings hatch in 2—3 days, from 15th to 17th day of incubation. ♀ brood for 7 days and 8 nights. Brooding rate is not influenced by temperature and has diminished from incubation rate for about 30 %. The brooding ♀ is dominant at the nest. SG ♂ hand their food items to the ♀, if she does not leave the nest. — Hatchlings are fed with springtails (Collembola). From the 6th day on they get portions of about 90 mg, either bunched prey or single items. They need a diverse diet: in an aviary uniform feeding results in defective adult behaviour. From the 5th to the 10th day (last observation, 13th day) the

young are fed with numerous snails or shells respectively, as a supply with calcium. Feathered young are fed with larger items than adults would choose for themselves. No special feeding call has been observed. — During the first 4 days both parents swallow the faeces of the young, but later they carry them away and deposit them on a remote branch. They carry away only faecal sacs, but not abnormal faeces without membrane. There exists no distinct behaviour pattern for nest cleaning; remnants of food and faeces are pushed into the lining by kicking with the feet.

19) Length of nestling period is much longer than supposed. Nestlings may leave the nest on the 19th day when disturbed. Undisturbed, they do not leave simultaneously but over a period of 2—3 days, from 22nd to 25th day. The runts induce their older siblings to turn back into the nest. — Fledglings are fed until their 34th day and guided even for a longer time, for example to places where to sleep during rain. — In the fledgling period parents warn more frequently. The ♂ is singing territorial song.

20) Double broods occur probably as a rule. Rarely the old nest is used once again. Mostly there is an involved brood (Schachtelbrut), the ♀ incubating on the new clutch while the ♂ takes care of the first brood.

21) Post-embryonic development, in both species nearly identical, is shown in detail by example of a SG brood. Hatchlings have 4 tufts of down feathers on their head. The primaries begin to open on days 11—12, the contour plumage on days 13—14. The young appear feathered on day 22. Hatchlings release faeces in the first 2 days only while being pecked at the cloaca, afterwards they perform a presentation posture. From the 10th day on they push it over the rim. — Initially, the young gape only when the nest is shaken by the parent's arrival or by its rim hopping. From the 4th day on the young one just fed and satiated turns down to the center of the nest under its siblings (Unterkriechen), thus lifting them up. This behavioural mechanism operates in favour of the last hatched young, there is no runt problem. Nevertheless, the hatching advantage of the first can be observed throughout the development, disappearing about the 50th day. — Eyes open on day 7. The first reactions to acoustic and optic stimuli can be observed on days 8 or 9, the first preening and stretching movements on days 11 or 12. Wing shaking begins on day 16, climbing on the rim and near the nest on the 20th day.

22) Vocalization development. In both species nearly identical. From the moment of hatching the young call "hip" and continue so in regular intervals. On the 2nd day the calls become more soft and irregular. The hip call changes on days 5,6 to a soft gaping call. Therefrom develop assembly call, position call of fledglings, contact call and flight call. SG started with juvenile song on day 36, WG on day 41. About the 60th day young goldcrests and firecrests may show all the vocal and behaviour patterns of adults.

X. LITERATUR

- Adams, M. C. (1966): Firecrests breeding in Hampshire. — *British Birds* 59: 240—246.
- Aichhorn, A. (1969): Lautäußerungen des Schneefinken (*Montifringilla nivalis* L.) und Begattungsverhalten der Alpenbraunelle *Prunella collaris* Scopoli). — *Zool. Anz., Verh. D.Z.G. in Innsbruck*, 32 Suppl.: 690—706.
- Aschoff, J., & R. Wever (1962): Beginn und Ende der täglichen Aktivität freilebender Vögel. — *J. Orn.* 103, 1: 2—27.
- Batten, L. A. (1971): Firecrests breeding in Buckinghamshire. — *British Birds* 64, 11: 473—475.
- Bauer, K., & U. Glutz von Blotzheim (1966): *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*. Band 1. — Hrsg. G. Niethammer. Frankfurt/M.
- Becker, P. H. (1974): Der Gesang von Winter- und Sommergoldhähnchen (*Regulus regulus*, *R. ignicapillus*) am westlichen Bodensee. — *Vogelwarte* 27, 4: 233—243.
- (1976): Artkennzeichnende Merkmale, geographische Variation und Funktion des Gesanges von Winter- und Sommergoldhähnchen (*Regulus regulus*, *R. ignicapillus*). — Diss. Univ. Köln: 1—129.
- Bent, A. C. (1964): Life histories of North American thrushes, kinglets and their allies. — *U.S. Nat. Mus. Bull.* 196, Dover Reprint: 1—452.
- Berger, W. (1967): Die Mauser des Sprossers (*Luscinia luscinia* L.). — *J. Orn.* 108, 3: 320—327.
- Binder, W. (1961): Das Sommergoldhähnchen. — *Gefied. Welt* 85: 51.
- Blume, D. (1962): Zum Begriff „Erregungsflug“. — *J. Orn.* 103, 2/3: 140—149.
- Carlsson, C. I. (1972): Några vägningar och mätningar vid Torhams fågelstation. — *Blekinges Natur* 1972: 129—132.
- Charpie, D. (1973): Les insectes capturés par deux oiseaux: le Pouillot siffleur *Phylloscopus sibilatrix* et le P. de Bonelli *Ph. bonelli*. — *Mitt. schweiz. ent. Ges.* 46, 1/2: 148—149.
- Corti, U. A. (1927): Beiträge zur Systematik der Goldhähnchen. — *Orn. Beob.* 25: 6—8.
- Cuisin, M. (1966): Un combat de Roitelets triple-bandeau *Regulus ignicapillus* (Temminck). — *Oiseau* 36: 279—280.
- Curio, E. (1959): Verhaltensstudien am Trauerschnäpper. — *Z. Tierpsychol., Beih.* 3: 1—118.
- (1959): Beobachtungen am Halbringschnäpper, *Ficedula semitorquata*, im mazedonischen Brutgebiet. — *J. Orn.* 100, 2: 176—209.
- Dalla Torre, K. W., & F. Anzinger (1896): Die Vögel von Tirol und Vorarlberg (Fortsetzung.) — *Schwalbe, Mitt. orn. Ver. Wien* 20, 3: 102—107.
- Deckert, G. (1964): Nestbau, Jungenaufzucht und postnatale Entwicklung bei der Kohlmeise (*Parus m. major* L.). — *Beitr. Vogelk.* 10: 213—230.
- (1969): Zur Ethologie und Ökologie des Haussperlings (*Passer d. domesticus* L.). — *Beitr. Vogelk.* 15, 1: 1—84.

- Desfayes, M. (1965): Biosystematic note on the genus *Regulus*. — *Ardea* 53: 82.
- Fiedler, H. (1962): Eingewöhnung von Goldhähnchen. — *Gefied. Welt* 86: 10.
- Fouarge, J. G. (1974): Etude de la densité de Roitelets huppés (*Regulus regulus*) et triple-bandeau (*Regulus ignicapillus*) dans une pessière âgée: premiers résultats. — *Aves* 11: 151—156.
- Frank, F. (1955): Verhalten von Kleinvögeln gegenüber Kleinnagern. — *J. Orn.* 96, 4: 423.
- Gätke, H. (1891): Die Vogelwarte Helgoland. — Meyer, Braunschweig.
- Geyr von Schweppenburg, H. (1943): Winterpaare bei *Regulus* und *Pyrrhula*? — *Beitr. Fortpfl.-Biol. Vogel* 19: 19.
- Glutz von Blotzheim, U. N. (1962): Die Brutvögel der Schweiz. 648 pp. — Tagblatt, Aarau.
- Gstader, W. (1973): Jahresdynamik der Avifauna des südwestlichen Innsbrucker Mittelgebirges. — *Monticola* 3: 1—68.
- Gunten, K. von (1961): Zur Ernährungsbiologie der Mehlschwalbe, *Delichon urbica*: Die qualitative Zusammensetzung der Nahrung. — *Orn. Beob.* 58, 1: 13—34.
- Gwinner, E. (1965): Beobachtungen über Nestbau und Brutpflege des Kolkrahen (*Corvus corax*) in Gefangenschaft. — *J. Orn.* 106, 2: 145—178.
- Haartmann, L. von (1953): Was reizt den Trauerfliegenschnäpper (*Muscicapa hypoleuca*) zu füttern? — *Vogelwarte* 16: 157—164.
- (1969): The nesting habits of Finnish birds. — *Commentat. Biol.* 32: 117—118.
- Haensel, J. (1975): Über Maße und Gewichte des Wintergoldhähnchens (*Regulus r. regulus* (L.)). — *Beitr. Vogelk.* 21, 1—2: 31—38.
- Haftorn, S. (1945): Fuglekongens reir. — *Naturen* 3: 73—84.
- Harrison, C. J. O. (1969): The fixed feeding pattern of young Goldcrests. — *Bird Study* 16: 62—63.
- Harry, K. P. (1962): Beobachtungen am Nest des Sommergoldhähnchens (*Regulus ignicapillus*). — *Orn. Mitt.* 14: 137—138.
- Hartert, E. (1903—1922, 1932—1938): Die Vögel der paläarktischen Fauna. 3 Bände und 1 Ergänzungsband (mit F. Steinbacher). — Berlin.
- Heft, H. (1965): Zur Fortpflanzungsbiologie des Sommergoldhähnchens (*Regulus ignicapillus*). — *Vogelwelt* 86, 3: 65—69.
- Heinroth, O., & M. Heinroth (1926): Die Vögel Mitteleuropas. — Bd. 1. — Bermühler, Bern.
- Herman, C. (1971): Evolution de la territorialité dans une population de Pouillots siffleurs (*Phylloscopus sibilatrix* Bechstein). — *Gerfaut* 61: 41—86.
- Hogstad, O. (1971): Age determination of Goldcrest *Regulus regulus* (L.) in summer and early autumn. — *Ornis scand.* 2, 1: 1—3.
- Jourdain, F. C. R. (1933): The incubation-period of the Goldcrest. — *British Birds* 27: 106—107.
- König, C. (1968): Lautäußerungen von Rauhfußkauz (*Aegolius funereus*) und Sperlingskauz (*Glaucidium passerinum*). — *Beih. Vogelwelt* 1: 115—138.

- Koenig, L. (1973): Das Aktionssystem der Zwergohreule *Otus scops* (Linné 1758). — Z. Tierpsychol., Beih. 13: 1—124.
- Koenig, O. (1951): Das Aktionssystem der Bartmeise (*Parus biarmicus* L.). — Österr. zool. Z. 3: 1—82, 247—325.
- Krüger, P. (1965): Über die Einwirkung der Temperatur auf das Brutgeschäft und das Einlegen des Rebhuhnes (*Perdix perdix* L.). — Acta zool. fenn. 112: 1—64.
- Lack, D. (1937): The function of the Goldcrest's crest. — British Birds 31: 82—83.
- Laursen, K. (1976): Feeding ecology of the Goldcrest (*Regulus regulus*) during spring migration in Denmark. — Vogelwarte 28, 3: 180—190.
- Linsenmair, K. E. (1962): Vogelzwerge des Waldes. — Vogel-Kosmos 5: 200—206.
- (1961): Gefangenschafts- und Bruterfahrungen mit Rotkehlchen, Schwarzkehlchen und Sommergoldhähnchen. — Gefied. Welt 86: 142—147.
- Löhr, H. (1967 a): Die Kleiber Europas. — Neue Brehm-Bücherei, Wittenberg-Lutherstadt.
- (1967 b): Bewegungsweisen des Mauerläufers *Tichodroma muraria* im Hinblick auf die Anpassung an seinen Biotop. — J. Orn. 108, 2: 165—186.
- (1968): Das Nesthäkchen als biologisches Problem. — J. Orn. 109, 4: 383—395.
- (1970): Nachweis und Problematik von Zweitbruten. — Vogelwelt 91, 6: 223—230.
- (1974): Die Tannenmeise. — Neue Brehm-Bücherei, Wittenberg-Lutherstadt.
- (1975): Brutverhalten und Jugendentwicklung beim Mauerläufer (*Tichodroma muraria*). — J. Orn. 116, 3: 229—262.
- (1976): Beobachtungen an einem Brutpaar des Gartenrotschwanzes. — Vogelwelt 97: 132—139.
- Lorenz, K. (1965—1966): Über tierisches und menschliches Verhalten. Bd. 1 und 2: 1—412, 1—398. — Piper, München.
- (1968): Die Paarbildung beim Kolkkraben. — In: Mensch und Tier: 31—52. Deutscher Taschenbuch Verlag, München.
- Ludischer, F. B. (1973): Sumpfmehse (*Parus p. palustris* L.) und Weidenmehse (*P. montanus salicarius* Br.) als sympatrische Zwillingsarten. — J. Orn. 114, 1: 1—56.
- Meise, W. (1966): Über Geschlechts- und Altersunterschiede sowie einen Zweiter des Wintergoldhähnchens, *Regulus r. regulus* (L.). — Mitt. hamburg. zool. Mus. Inst. 63: 111—120.
- Moll, W. (1973): Auffällige Herbstbalz von zwei Wintergoldhähnchen (*Regulus regulus*). — Natur, Kultur und Jagd, Beitr. Naturk. Niedersachsens, 26: 17.
- Morse Nice, M. (1949): The question of sexual dominance. — Ornithologie als biologische Wissenschaft, Heidelberg: 158—161.
- (1943): Studies in the life history of the Song Sparrow. II. — Trans. Linn. Soc. N.Y. 6: 1—329.
- Moser, W. (1973): Naturdenkmal Obergurgler Zirbenwald. Ein Wanderführer. — Jenny Druck, Innsbruck.

- Nicolai, J. (1956): Zur Biologie und Ethologie des Gimpels (*Pyrrhula pyrrhula* L.). — Z. Tierpsychol. 13, 1: 93—132.
- & H. Wolters (1971): Vögel in Käfig und Voliere. Bd. II: 175—187. — Hrsg. K. Immelmann et. al. Limberg, Aachen.
- Niethammer, G. (1937): Handbuch der deutschen Vogelkunde, Bd. 1. — Leipzig.
- Palmgren, P. (1932): Zur Biologie von *Regulus r. regulus* (L.) und *Parus atricapillus borealis* Selys. — Acta zool. fenn. 14: 1—113.
- (1936 a): Über den Massenwechsel bei *Regulus r. regulus* (L.). — Ornis fenn. 13: 159—164.
- (1936 b): Warum ziehen die Vögel des Nachts? — Ornis fenn. 13, 1: 41—49.
- (1936 c): Bemerkungen über die ökologische Bedeutung der biologischen Anatomie des Fußes bei einigen Kleinvogelarten. — Ornis fenn. 13, 2: 53—58.
- (1944 a): Körpertemperatur und Wärmeschutz bei einigen finnischen Vögeln. — Ornis fenn. 21, 4: 99—104.
- (1944 b): Studien über die Tagesrhythmik gekäfigter Zugvögel. — Z. Tierpsychol. 6, 1: 44—86.
- Peterson, R., G. Mountfort & P. Hollom (1954): Die Vögel Europas. — Parey, Berlin und Hamburg.
- Peus, F. (1954): Zur Kenntnis der Brutvögel Griechenlands. — Bonn. zool. Beitr., Sonderband 1954, 1: 1—50. (Reiseroute: S. XI—XIII, Autor H. Wolf.)
- Pokrovskaya, I. V. (1968): Observations on nest site selection in some Passerines. — Ibis 110: 571—573.
- Pontius, H. (1960): Beobachtungen zur Biologie von Winter- und Sommergoldhähnchen. — J. Orn. 101, 1/2: 129—140.
- Prinzinger, R. (1976): Temperatur- und Stoffwechselregulation der Dohle *Corvus monedula* L., Rabenkrähe *Corvus corone* L. und Elster *Pica pica* L.; Corvidae. — Anz. orn. Ges. Bayern 15, 1: 1—47.
- Riehm, H. (1970): Ökologie und Verhalten der Schwanzmeise (*Aegithalos caudatus* L.). — Zool. Jb. Syst. 97: 338—400.
- Rinnhofer, G. (1969): Zum Verhalten des Wintergoldhähnchens im Herbst. — Falke 16: 374—375.
- Rom, K. (1963): Aus der Praxis der Weichfresserpflege. — Gefied. Welt 87: 212—214.
- Salomonsen, F. (1931): Diluviale Isolation und Artenbildung. — Proc. VII. Int. Orn. Congr. 1930: 413—438.
- Scherzinger, W. (1970): Zum Aktionssystem des Sperlingskauzes (*Glaucidium passerinum* L.). — Zoologica 41: 1—120.
- Schifferli, A., & E. Lang (1940): Zur Naturgeschichte der Alpenkrähe *Pyrrhocorax pyrrhocorax erythrorhamphus*. — J. Orn. 88: 550—575.
- Schmidt, G. (1968): Springschwänze (*Collembola*) als Nahrung der Goldhähnchen (*Regulus*). — Vogelwelt 89, 1/2: 47—48.
- Schulze, I. (1975): Die fast gelungene Zucht der Flaggensylphe *Ocreatus underwoodii*. — Gefied. Welt 99: 205—209.

- Schwarthoff, H. (1974): Vögel im Jülicher Land. Beiträge zur Avifauna des Rheinlandes, 4 — Kilda, Greven.
- Stamm, R. A. (1962): Aspekte des Paarverhaltens von *Agapornis personata* Reichenow (Aves, Psittacidae, Loriini), Gefangenschaftsbeobachtungen. — Behaviour 19, 1/2: 1—56, Taf. I—X.
- (1964): Perspektiven zu einer vergleichenden Ausdrucksforschung. — In: Kirchhoff, R. (Hrsg.): Handbuch der Psychologie, Bd. 5, „Ausdruckspsychologie“, 255—288. Verlag für Psychologie, Hogrefe, Göttingen.
- Stresemann, E. (1919): Über die europäischen Baumläufer. — Verh. orn. Ges. Bayern 14: 39—74.
- & V. Stresemann (1966): Die Mauser der Vögel. — J. Orn. 107, Sonderheft: 1—445.
- Svensson, L. (1975): Identification guide to European Passerines. — 184 S. Naturhistoriska Riksmuseet, Stockholm.
- Thaler, E. (1973): Zum Verhalten überwinternder Goldhähnchen (*Regulus r. regulus* (L.)) in der Umgebung Innsbrucks (Nordtirol: Österreich). — Ber. nat.-med. Ver. Innsbruck 60: 167—182.
- (1976): Nest und Nestbau von Winter- und Sommergoldhähnchen (*Regulus regulus* und *R. ignicapillus*). — J. Orn. 117, 2: 121—144.
- Thaler-Kottke, E. (1973): Über Haltung und Verhalten unserer Goldhähnchen. Eingewöhnung, Nestbau, Eiablage und Zucht. — Gefied. Welt 97: 81—84, 103—107.
- Thielcke, G. (1965): Die Ontogenese der Bettellaute von Garten- und Waldbaumläufer (*Certhia brachydactyla* Brehm und *C. familiaris* L.). — Zool. Anz. 174, 4/5: 239—241.
- (1970): Die sozialen Funktionen der Vogelstimmen. — Vogelwarte 25, 3: 204—229.
- (1971): Versuche zur Kommunikation der Angst-, Alarm- und Rivalenlaute des Waldbaumläufers (*Certhia familiaris*). — Z. Tierpsychol. 28: 505—516.
- & H. Thielcke (1964): Beobachtungen an Amseln (*Turdus merula*) und Singdrosseln (*T. philomelos*). — Vogelwelt 85, 2: 46—52.
- & — (1970): Die sozialen Funktionen verschiedener Gesangsformen des Sonnenvogels (*Leiothrix lutea*). — Z. Tierpsychol. 27: 177—185.
- Ullrich, B. (1971): Untersuchungen zur Ethologie und Ökologie des Rotkopfwürgers (*Lanius senator*) in Südwestdeutschland im Vergleich zu Raubwürger (*L. excubitor*), Schwarzstirnwürger (*L. minor*) und Neuntöter (*L. colurio*). — Vogelwarte 26, 1: 1—77.
- Uttendörfer, O. (1952): Neue Ergebnisse über die Ernährung der Greifvögel und Eulen. — Ulmer, Stuttgart.
- Vaurie, Ch. (1959): The birds of the Palaearctic fauna. Passeriformes. — Witherby, London.
- Walde, K., & H. Neugebauer (1936): Tiroler Vogelbuch. — Mar. Vereinsbuchhandlung u. Buchdruckerei-AG, Innsbruck.
- White, F. N., & J. L. Kinney (1974): Avian incubation. Interactions among behavior, environment, nest, and egg result in regulation of egg temperature. — Science 186: 107—115.

Witherby, H. F., F. C. R. Jourdain et al. (1938): The handbook of British birds, Vol. I. — London.

Zink, G., Bearb. (1973): Der Zug europäischer Singvögel — ein Atlas der Wiederfunde beringter Vögel. — Hrsg. Vogelwarte Radolfzell, Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie. 1. Lfg.

Nachtrag

Während der Drucklegung erschienen:

Becker, P. H. (1977 a): Geographische Variation des Gesanges von Winter- und Sommergoldhähnchen (*Regulus regulus*, *R. ignicapillus*). — Vogelwarte 29: 1—37.

— (1977 b): Verhalten auf Lautäußerungen der Zwillingsart, interspezifische Territorialität und Habitatansprüche von Winter- und Sommergoldhähnchen (*Regulus regulus*, *R. ignicapillus*). — J. Orn. 118: 233—260.

Haftorn, S. (1978 a): Egg-laying and regulation of egg temperature during incubation in the Goldcrest *Regulus regulus*. — Ornis scand. 9: 2—21.

— (1978 b): Energetics of incubation by the Goldcrest *Regulus regulus* in relation to ambient air temperatures and geographical distribution of the species. — Ornis scand. 9: 22—30.

Anschrift der Verfasserin: Dr. Ellen Thaler, Institut für Zoologie der Universität Innsbruck, Universitätsstraße 4, A-6020 Innsbruck.



716
FUNKTIONELL-MORPHOLOGISCHE
UNTERSUCHUNGEN
ZUR RADIATION
DER ERNÄHRUNGS- UND
TRINKMETHODEN DER
PAPAGEIEN (PSITTACI) *)

Aus dem Zoologischen Museum der Universität Zürich

von

DOMINIQUE G. HOMBERGER



BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN, NR. 13
1980

Herausgeber:
ZOOLOGISCHES FORSCHUNGSMUSEUM
UND MUSEUM ALEXANDER KOENIG
BONN

*) Dissertation der Philosophischen Fakultät II der Universität Zürich

BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN

Die Serie wird vom Zoologischen Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig herausgegeben und bringt Originalarbeiten, die für eine Unterbringung in den „Bonner Zoologischen Beiträgen“ zu lang sind und eine Veröffentlichung als Monographie rechtfertigen.

Anfragen bezüglich der Vorlage von Manuskripten und Bestellungen sind an die Schriftleitung zu richten.

This series of monographs, published by the Zoological Research Institute and Museum Alexander Koenig, has been established for original contributions too long for inclusion in „Bonner Zoologische Beiträge“.

Correspondence concerning manuscripts for publication and purchase orders should be addressed to the editor.

L'Institut de Recherches Zoologiques et Muséum Alexander Koenig a établi cette série de monographies pour pouvoir publier des travaux zoologiques trop longs pour être inclus dans les „Bonner Zoologische Beiträge“.

Toute correspondance concernant des manuscrits pour cette série ou des commandes doivent être adressées à l'éditeur.

BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN, NR. 13, 1980

Preis 30 DM

Schriftleitung/Editor:

Dr. H. Ulrich

Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig
Adenauerallee 150–164, 5300 Bonn, Germany

Druck: H. Lammerich, Bonn

FUNKTIONELL-MORPHOLOGISCHE
UNTERSUCHUNGEN
ZUR RADIATION
DER ERNÄHRUNGS- UND
TRINKMETHODEN DER
PAPAGEIEN (PSITTACI) *)

Aus dem Zoologischen Museum der Universität Zürich

von

DOMINIQUE G. HOMBERGER

BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN, NR. 13
1980

Herausgeber:
ZOOLOGISCHES FORSCHUNGSMUSEUM
UND MUSEUM ALEXANDER KOENIG
BONN

*) Dissertation der Philosophischen Fakultät II der Universität Zürich

Durchgeführt im Rahmen eines Forschungsprojektes, das vom Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung wissenschaftlicher Forschung unterstützt wurde (Leitung: Professor Dr. Vinzenz Ziswiler)

INHALTSVERZEICHNIS

	Seite
1. Einleitung	7
2. Material und Methoden.....	7
3. Ergebnisse, allgemeiner Teil.....	12
3.1. Nahrung und Fressen.....	12
3.2. Trinken	14
3.3. Morphologie	16
3.3.1. Gaumen.....	17
3.3.2. Unterschnabel	18
3.3.3. Zunge	19
3.3.4. Schnabelschluß und Mundhöhle	20
3.3.5. Speicheldrüsen.....	21
3.3.6. Schnabelpapillen.....	22
4. Ergebnisse, spezieller Teil	25
4.1. Cacatuinae	25
4.1.1. Nahrung und Fressen	25
4.1.2. Trinken	26
4.1.2.1. Bewegungsablauf	26
4.1.2.2. Funktionelle Interpretation.....	28
4.1.3. Morphologie	28
4.1.3.1. Oberschnabel und Gaumen	28
4.1.3.2. Unterschnabel	33
4.1.3.3. Zunge.....	34
4.1.3.4. Schnabelschluß und Mundhöhle	37
4.1.4. Diskussion	37
4.2. Loriinae	39
4.2.1. Nahrung und Fressen	39
4.2.2. Trinken	41
4.2.2.1. Bewegungsablauf	41
4.2.2.2. Funktionelle Interpretation.....	42
4.2.3. Morphologie	43
4.2.3.1. Oberschnabel und Gaumen	43
4.2.3.2. Unterschnabel	50
4.2.3.3. Zunge.....	50
4.2.3.4. Schnabelschluß und Mundhöhle	55
4.2.4. Diskussion	55
4.3. Psittacinae	58
4.3.1. Nahrung und Fressen	58
4.3.1.1. Platycercini.....	59
4.3.1.2. Psittaculini.....	59
4.3.1.3. Psittacini.....	60
4.3.2. Trinken	60
4.3.2.1. Bewegungsablauf	60
4.3.2.2. Funktionelle Interpretation.....	63
4.3.3. Morphologie der Psittacinae (allgemein)	64
4.3.4. Morphologie der Platycercini	64
4.3.4.1. Oberschnabel und Gaumen	64
4.3.4.2. Unterschnabel	71
4.3.4.3. Zunge.....	71
4.3.4.4. Schnabelschluß und Mundhöhle	77
4.3.4.5. Diskussion	77
4.3.5. Morphologie der Psittaculini	84
4.3.5.1. Oberschnabel und Gaumen	84

4.3.5.2.	Unterschnabel	89
4.3.5.3.	Zunge	91
4.3.5.4.	Schnabelschluß und Mundhöhle	95
4.3.5.5.	Diskussion	95
4.3.6.	Morphologie der Psittacini	100
4.3.6.1.	Oberschnabel und Gaumen	100
4.3.6.2.	Unterschnabel	101
4.3.6.3.	Zunge	102
4.3.6.4.	Schnabelschluß und Mundhöhle	103
4.3.6.5.	Diskussion	103
4.4.	Psittichadinae	104
4.4.1.	Nahrung und Fressen	104
4.4.2.	Trinken	105
4.4.2.1.	Bewegungsablauf	105
4.4.2.2.	Funktionelle Interpretation	107
4.4.3.	Morphologie	107
4.4.3.1.	Oberschnabel und Gaumen	107
4.4.3.2.	Unterschnabel	110
4.4.3.3.	Zunge	111
4.4.3.4.	Schnabelschluß und Mundhöhle	113
4.4.4.	Diskussion	113
4.5.	Loriculinae	115
4.5.1.	Nahrung und Fressen	115
4.5.2.	Trinken	116
4.5.2.1.	Bewegungsablauf	116
4.5.2.2.	Funktionelle Interpretation	117
4.5.3.	Morphologie	118
4.5.3.1.	Oberschnabel und Gaumen	118
4.5.3.2.	Unterschnabel	122
4.5.3.3.	Zunge	122
4.5.3.4.	Schnabelschluß und Mundhöhle	124
4.5.4.	Diskussion	124
5.	Diskussion	125
5.1.	Vergleichende Morphologie	125
5.1.1.	Gaumen	126
5.1.2.	Unterschnabel	134
5.1.3.	Zunge	135
5.2.	Ernährungsadaptive Radiation	141
5.2.1.	Spezialisierung auf Samen	143
5.2.2.	Spezialisierung auf Früchte	145
5.2.3.	Spezialisierung auf Pollen	146
5.3.	Funktionelle Morphologie des Schnabel-Zungen-Komplexes und Systematik	148
5.4.	Systematische Folgerungen	153
5.4.1.	Cacatuinae	157
5.4.2.	Loriinae	161
5.4.3.	Psittacinae	162
5.4.3.1.	Platyercini	164
5.4.3.2.	Psittaculini	172
5.4.3.3.	Psittacini	179
5.4.4.	Psittichadinae	180
5.4.5.	Loriculinae	181
5.5.	Vergleich mit anderen Systemvorschlägen	182
6.	Zusammenfassung	186
7.	Summary	187
8.	Literatur	188

1. EINLEITUNG

Die Psittaci bilden eine einheitliche und gut abgrenzbare Vogelordnung. Der gekrümmte Oberschnabel mit seiner gelenkartigen Verbindung mit dem Schädel und die muskelreiche Zunge stellen nicht nur diagnostische Merkmale der Papageien dar, sondern sind auch in ihren verschiedenen Ausprägungen mehrfach als Kriterien für die systematische Gliederung der Ordnung herangezogen worden. Dieser Merkmalskomplex hat sich zwar zur Charakterisierung bestimmter Gruppen oder Gattungen oft bewährt, als Verwandtschaftskriterium ist er aber mehr oder weniger unverstanden geblieben.

Es besteht deshalb ein Bedürfnis nach einer breit angelegten Untersuchung, in der die Morphologie und Funktionsweise des Nahrungsaufnahmeapparates der Psittaci vergleichend bearbeitet wird, um Konvergenzerscheinungen und Parallelentwicklungen als solche zu erkennen und taxonomisch verwendbare Merkmale herauskristallisieren zu können. Zu diesem Zweck wurde einerseits der Nahrungsbearbeitungs- und Trinkvorgang analysiert und andererseits die Oberflächenmorphologie derjenigen Strukturen untersucht, die an diesen Vorgängen maßgeblich beteiligt sind.

2. MATERIAL UND METHODEN

Die vorliegenden Untersuchungen konzentrieren sich auf die altweltlichen und australischen Psittaci.

Der **F r e ß v o r g a n g** wurde an 66 Spezies, darunter auch südamerikanische Arten, untersucht (Tab. 1). Der Bewegungsablauf von Schnabel und Zunge während des Fressens läßt sich am besten durch intensive Beobachtung handzahmer Individuen analysieren. Da die Vorgänge oft außerordentlich rasch verlaufen, hat sich die Methode der „fraktionierten Beobachtung“ bewährt, bei der man sich zuerst nur auf bestimmte Phasen des ganzen Bewegungsablaufes konzentriert und sie einzeln analysiert und erst anschließend, durch Aneinanderfügen der Einzelanalysen, ein zusammenhängendes Bild des ganzen Vorganges erhält. Außer für *Psittichas* haben sich Zeitlupenfilme zur Analyse des Fressens wenig bewährt, da die Vorgänge zwischen Zunge, Gaumen und Unterschnabelschneide durch die Oberschnabelränder verdeckt werden.

Der Trinkvorgang wurde an 39 Spezies, darunter 6 südamerikanische Arten, anhand von Zeitlupenfilmen analysiert (Tab. 1). Die Ergebnisse der Filmanalysen wurden durch Direktbeobachtungen ergänzt. Für die Filmaufnahmen wurden die Vögel in einem Käfig mit Glasvorderfront untergebracht und mit einem periodisch auftretenden Motorenlärm an das Geräusch der Kamera gewöhnt. Das Trinkwasser wurde in einer dünnwandigen Glasschale gereicht. Den meisten Individuen mußte vor den Filmaufnahmen das Trinkwasser für einige Zeit entzogen werden, um das Trinken innerhalb von Beobachtungsperioden von 1 bis 2 Stunden festhalten zu können. Es wurde darauf geachtet, die Dauer des Wasserentzugs möglichst niedrig zu halten, da bei sehr großem Durst eine überstürzte Wasseraufnahme vom normalen Trinkvorgang abweichen könnte.

Als Aufnahmegerät wurde eine 16 mm Reflexkamera Paillard Bolex H 16 mit einem Zoom-Objektiv ($f = 12-120$ mm) verwendet. Die Aufnahmen erfolgten mit einer Geschwindigkeit von 64 Bildern pro sec auf Kodak Ektachrome-Film 7242 EF bei Sonnenlicht oder auf Kodak 4-x Reversal-Film 7277 bei künstlichem Licht. Die Filmstreifen wurden mit einem Siemens-Projektor mit Einzelbildschaltung ausgewertet. Die projizierten Bilder wurden auf durchsichtigem Papier nachgezeichnet. Durch das Aufeinanderlegen der Strichzeichnungen konnten der Trinkvorgang genau rekonstruiert und die Bewegungen des Oberschnabels, des Unterschnabels und der Zunge unabhängig voneinander analysiert werden.

Für die morphologischen Untersuchungen von Schnabel und Zunge stand formalin- und phenoxetolfixiertes Material von 82 Arten und Unterarten zur Verfügung (Tab. 1). Wenn immer möglich, wurden mehrere Exemplare pro Art bearbeitet. Die vergleichenden Untersuchungen wurden unter einem Stereomikroskop mit Meßokular vorgenommen. Für jedes untersuchte Exemplar wurden Skizzen und Beschreibungen der Strukturen am Schnabel und an der Zunge angefertigt. Die Funktionsweise und Gestalt bestimmter Strukturen wurde an lebenden, in der Hand gehaltenen Vögeln überprüft. Zur Darstellung der Schnabelpapillen (s. 3.3.6.) wurde die Rhamphothek durch bakterielle Mazeration vom unterlagernden Gewebe abgelöst und mit Silikonkautschuk ausgegossen. Vom Ausguß, der ein Replikat des unverhornten lebenden Gewebes (Corium und Epidermis) dargestellt, wurden REM-Aufnahmen hergestellt (Abteilung für Elektronenmikroskopie am Institut für allgemeine Botanik der Universität Zürich).

Tabelle 1: Untersuchte Arten

(Systematische Anordnung folgt dem hier vorgelegten Vorschlag, vgl. auch Tab. 28).

S = Schabel

Z = Zunge

L = am lebenden

F = gefilmt

B = Direktbeobachtung

Arabische Zahlen = Anzahl untersuchter Individuen

	Morphologie			Trinken		Fressen
	S	Z	L	F	B	B
Cacatuinae						
<i>Probosciger aterrimus</i> (Gmelin)		1	+			+
<i>Calyptorhynchus magnificus</i> (Shaw)			+		+	+
<i>Callocephalon fimbriatum</i> (Grant)			+			+
<i>Cacatua roseicapilla</i> (Vieillot)			+	+	+	+
<i>Cacatua leadbeateri</i> (Vigors)			+	+	+	+
<i>Cacatua sulphurea</i> (Gmelin)	9	9	+	+	+	+
<i>Cacatua galerita</i> (Latham)			+		+	+
<i>Cacatua moluccensis</i> (Gmelin)	1	1	+	+	+	+
<i>Cacatua goffini</i> (Finsch)	4	4	+		+	+
<i>Cacatua sanguinea</i> Gould			+	+	+	+
<i>Cacatua tenuirostris</i> (Kuhl)			+			+
<i>Cacatua ducorps</i> (Bonaparte)	1					+
<i>Nymphicus hollandicus</i> (Kerr)	5	5	+	+	+	+
Loriinae						
<i>Chalcopsitta atra</i> (Scopoli)	1	2	+		+	+
<i>Chalcopsitta duivenbodei</i> (Dubois)			+		+	+
<i>Chalcopsitta sintillata</i> (Temminck)	2	2				
<i>Eos squamata</i> (Boddaert)					+	+
<i>Eos reticulata</i> (S. Müller)	2	2	+		+	+
<i>Eos bornea</i> (Linné)	1	1	+	+		+
<i>Pseudeos fuscata</i> (Blyth)	2	2	+		+	+
<i>Trichoglossus h. haematodus</i> (Linné)	3	3	+		+	+
<i>Trichoglossus h. forsteni</i> Bonaparte					+	+
<i>Trichoglossus h. capistratus</i> (Bechstein)	1	1	+		+	+
<i>Trichoglossus h. massena</i> Bonaparte	2	2	+	+	+	+
<i>Trichoglossus h. moluccanus</i> (Gmelin)	3	1	+	+	+	+
<i>Trichoglossus h. rubritorquis</i> Vigors & Horsfield					+	+
<i>Trichoglossus ornatus</i> (Linné)	3	3			+	+
<i>Trichoglossus johnstoniae</i> Hartert	2	1	+	+	+	+
<i>Trichoglossus iris</i> (Temminck)	8	8			+	+
<i>Lorius lory</i> (Linné)			+	+	+	+
<i>Lorius domicellus</i> (Linné)			+		+	+
<i>Lorius garrulus</i> (Linné)	3	3	+	+	+	+
<i>Phigys solitarius</i> (Suckow)	7	4	+	+	+	+
<i>Vini australis</i> (Gmelin)	10	6	+	+	+	+
<i>Charmosyna palmarum</i> (Gmelin)	4	1	+	+	+	+
<i>Charmosyna pulchella</i> G.R. Gray	4	3			+	
<i>Glossopsitta concinna</i> (Shaw)			+	+	+	+
<i>Glossopsitta pusilla</i> (Shaw)	1					

	Morphologie			Trinken		Fressen
	S	Z	L	F	B	B
Psittacinae						
Platycercini						
<i>Prosopiea tabuensis</i> (Gmelin)	4	3	+		+	+
<i>Prosopiea tabuensis</i> (Gmelin) x <i>Prosopiea personata</i> (G.R. Gray)	2	2				
<i>Eunymphicus cornutus uvaeensis</i> (Layard & Layard)	3	3				
<i>Cyanoramphus novaezelandiae</i> (Sparrman)	1	1	+		+	+
<i>Cyanoramphus auriceps</i> (Kuhl)	2	2	+	+	+	+
<i>Platycercus venustus</i> (Kuhl)	1	1				
<i>Platycercus adscitus</i> (Latham)	1	1				
<i>Platycercus icterotis</i> (Kuhl)	2	2				
<i>Platycercus eximius</i> (Shaw)	6	4			+	+
<i>Platycercus elegans</i> (Gmelin)	3	3	+		+	+
<i>Barnardius zonarius zonarius</i> (Shaw)	3	3				
<i>Barnardius zonarius semitorquatus</i> (Quoy & Gaimard)	1	1				
<i>Purpureicephalus spurius</i> (Kuhl)	3	2	+	+	+	+
<i>Psephotus haematonotus</i> (Gould)	2	2	+		+	+
<i>Psephotus varius</i> Clark	2	1	+		+	+
<i>Psephotus chrysopterygius dissimilis</i> Collett	1	1				
<i>Psephotus haematogaster</i> <i>haematorrhous</i> (Gould)	1	1				
<i>Psephotus haematogaster narethae</i> (H.L. White)	2	2				
<i>Lathamus discolor</i> (White)	3	2		+	+	+
<i>Neophema elegans</i> (Gould)	2	2	+	+	+	+
<i>Neophema chrysostoma</i> (Kuhl)	2	2				
<i>Neophema pulchella</i> (Shaw)	3	3				
<i>Neophema splendida</i> (Gould)	2	1				
<i>Neopsephotus bourkii</i> (Gould)	4	2	+		+	+
<i>Melopsittacus undulatus</i> (Shaw)	5	5	+		+	+
Psittaculini						
<i>Polytelis alexandrae</i> Gould	2	2				
<i>Polytelis anthopeplus</i> (Lear)	1	1				
<i>Polytelis swainsonii</i> (Desmarest)	1	1				
<i>Alisterus scapularis</i> (Lichtenstein)	1					
<i>Alisterus amboinensis</i> (Linné)	3	3	+			+
<i>Aprosmictus erythropterus</i> (Gmelin)	1	1				
<i>Aprosmictus jonquillaceus</i> (Vieillot)	1	1				
<i>Eclectus roratus</i> (P.L.S. Müller)	4	4		+	+	+
<i>Tanygnathus megalorhynchus</i> (Boddaert)	1	1				
<i>Tanygnathus lucionensis</i> (Linné)	1	1				
<i>Tanygnathus sumatranus</i> (Raffles)	1					
<i>Psittacula eupatria</i> (Linné)				+	+	+
<i>Psittacula krameri</i> (Scopoli)	4	1	+		+	+
<i>Psittacula alexandri</i> (Linné)			+			+
<i>Psittacula longicauda</i> (Boddaert)	2	2				+
<i>Psittacula roseata</i> Biswas	1	1				
<i>Psittacula columboides</i> (Vigors)	1	1				

	Morphologie			Trinken		Fressen
	S	Z	L	F	B	B
<i>Geoffroyus geoffroyi</i> (Bechstein)	3	3				
<i>Geoffroyus heteroclitus</i> (Hombron & Jacquinot)	1	1				
<i>Prioniturus luconensis</i> Steere	1	1				
<i>Prioniturus platurus</i> (Vieillot)	2	2				
<i>Agapornis cana</i> (Gmelin)	2	2				+
<i>Agapornis pullaria</i> (Linné)	1	1				
<i>Agapornis taranta</i> (Stanley)	1	1				
<i>Agapornis roseicollis</i> (Vieillot)	2	2	+			+
<i>Agapornis personata personata</i> Reichenow	1	1	+			+
<i>Agapornis personata fischeri</i> Reichenow	1	1	+	+	+	+
<i>Agapornis personata lilianae</i> Shelley	1	1				
Psittacini						
<i>Psittacus erithacus</i> Linné	10	10			+	+
<i>Poicephalus senegalus</i> (Linné)	5	5	+	+	+	+
<i>Poicephalus gularis</i> (Jardine)	1	1				
<i>Poicephalus robustus</i> (Gmelin)	1					+
<i>Coracopsis vasa</i> (Shaw)					+	+
Psittichadinae						
<i>Psittichas fulgidus</i> (Lesson)	4	3	+	+	+	+
Loriculinae						
<i>Loriculus vernalis</i> (Sparman)	1	1		+	+	+
<i>Loriculus philippensis</i> (P. L. S. Müller)	1	1		+	+	+
<i>Loriculus galgulus</i> (Linné)	2	2		+	+	+
Südamerikanische Arten						
<i>Ara severa</i> (Linné)				+	+	+
<i>Aratinga guarouba</i> (Gmelin)				+	+	+
<i>Cyanoliseus patagonus</i> (Vieillot)				+	+	+
<i>Forpus xanthopterygius spengeli</i> (Hartlaub)				+	+	+
<i>Brotoyeris jugularis</i> (P. L. S. Müller)				+	+	+
<i>Amazona aestiva</i> (Linné)				+	+	+

Herrn Professor Dr. Vinzenz Ziswiler, unter dessen Leitung die Arbeit entstanden ist, danke ich herzlich für seine Unterstützung und sein stetes Interesse. Ein großer Teil der Beobachtungen und Filmaufnahmen entstand im Zoo von Neapel; Herrn Direktor Dr. Franco Cuneo danke ich für seine Gastfreundschaft. Herr Dr. Romuald Burkhard, Küsnacht, überließ mir in großzügiger Weise mehrere Exemplare aus seiner wertvollen Papageiensammlung. Die Untersuchung einer so großen Anzahl von Arten und Exemplaren wäre nicht durchführbar gewesen ohne die unermüdliche Hilfe beim Beschaffen des anatomischen Materials von Herrn Dr. Peter Dollinger, Eidgenössisches Veterinäramt Bern, Herrn Dr. Hansruedi Ehrsam, Veterinär bakteriologisches Institut Zürich, Frau Grete Weis,

Gümmenen, Frau Marie-Luise Wenner, Neapel, Herrn Hermann Rosenberger, Stäfa, Herrn Dr. Romuald Burkhard, Küsnacht, und vielen Papageizüchtern und -besitzern in der Schweiz, bei denen auch Beobachtungen an lebenden Vögeln angestellt werden konnten. Herrn Professor Dr. Georg Haas, Jerusalem, möchte ich für sein Interesse an der Arbeit und für manche Hinweise danken. Bei verschiedenen Gelegenheiten durfte ich die kollegiale Hilfe von Herrn Marcel Güntert, Frau Ruth Landolt, Frau Maria Oelhafen und Frau Vanda Krulis in Anspruch nehmen. Frau Elisabeth Räber danke ich für ihre große Geduld beim Schreiben des Manuskriptes. Die Zeichnungen sind von Frau Sabine Schroer angefertigt worden.

3. ERGEBNISSE, ALLGEMEINER TEIL

3.1. Nahrung und Fressen

Für alle Psittaci, mit Ausnahme von *Psittirichas*, läßt sich eine zumindest gelegentliche Ernährung mit Samen nachweisen, obwohl innerhalb der Ordnung verschiedenste Spezialisationsrichtungen eingeschlagen wurden, wie Granivorie, Fructivorie, Nectarivorie und Insectivorie.

Die Granivorie als charakteristische Ernährungsspezialisierung ist von mehreren Vogelgruppen unabhängig voneinander evoluiert worden. Oft werden dabei die Samen unbearbeitet verschluckt, und die Aufschließung des Kerns wird durch den Muskelmagen vorgenommen. Viele Oscines und die Papageien schälen hingegen die Samen bzw. Nüsse vor dem Verschlucken. Dieses Ernährungsprinzip weist gegenüber dem Aufnehmen unbearbeiteter Samen den Vorteil auf, daß dabei der Verdauungstrakt weniger mit unverdaulichen Stoffen belastet wird. In dieser Hinsicht können wir einige Familien granivorer Oscines und die Psittaci als höchstevoluierte Körnerfresser betrachten.

Meistens verläuft der Schälvorgang in art- oder gruppentypischer Weise, z. B. bei granivoren Oscines (Ziswiler 1965), Meisen (Ludescher 1968), Tannenhähern (Löhl 1970). Das Samen- und Nußfressen der Papageien ist bereits von vielen Autoren beschrieben worden (Wagler 1832, Finsch 1867, Wallace 1869, Moller 1931, 1932, D'Ombrian 1933, Dilger 1960, Brockway 1964, Skead 1964, Dubale & Rawal 1965, Buckley 1968, Kolar 1968, Holyoak 1972, Holyoak & Holyoak 1972, Menzel & Lüdiche 1974, Zeigler 1975), allerdings fehlen vergleichende Beobachtungen zwischen Gruppen verschiedener Spezialisationsrichtungen.

Die Psittaci zeichnen sich durch eine spezifische Samenschälmethode aus (Homberger & Ziswiler 1972), die eine stark fixierte Verhaltensweise darstellt. Deshalb werden alle Samen stets vor dem Verschlucken geschält.

Relativ kleine Samen werden zwischen Oberschnabelspitze und Zungenspitze einzeln aufgehoben (z. B. *Neophema* — Hirsesamen, *Psittacus* — Sonnenblumensamen), relativ große Samen hingegen werden stets zwischen Oberschnabelspitze

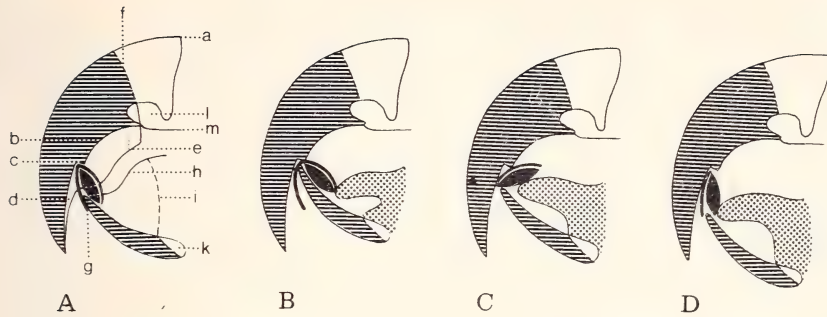


Abb. 1: Samenschälmechanismus der Papageien. A Einlegen des Samens zwischen Quervorsprung und Unterschnabelschneide, B Einschieben der Unterschnabelschneide zwischen Kern und Samenschale, C Drehen des Samens mit der Zungenspitze, D Lösen der restlichen Schalenhälfte. Querraster: Längsschnitt durch Ober- und Unterschnabelramphotheke; Punktraster: Zunge. a Oberschnabelgelenk zum Schädel, b Gaumenplatte, c Quervorsprung, d Feilkerbenfläche, e Oberschnabelseitenrand, f Ramphothekenwurzel des Oberschnabels, g Unterschnabelschneide, h Unterschnabelseitenrand, i Ramphothekenwurzel des Unterschnabels, k ramphothekenfreier Abschnitt, l Einbuchtung am Oberschnabelknochen, m weicher Gaumen.

ze und Unterschnabelschneide ergriffen. Darauf wird der Same mit der Zungenspitze zwischen Quervorsprung und Unterschnabelschneide fixiert (Abb. 1A). Die Lage des Samens wird fortwährend mit der Zungenspitze, sowie durch Heben und Senken des Ober- und Unterschnabels und durch Lateralbewegungen des Unterschnabels reguliert. Nun wird der Same mit der Zungenspitze so lange gedreht, bis eine Naht, Rille oder Kante auf der Samenschale ertastet und anschließend auf die Unterschnabelschneide geschoben wird. Durch einen kräftigen Biß spaltet die Unterschnabelschneide die Schale entzwei und schiebt sich zwischen dem apikal gerichteten Teil der Schale und dem Kern bis zur gegenüberliegenden Seite des Samens ein (Abb. 1B). Dann wird der Kern mit der Zungenspitze von unten nach oben gedreht, so daß nun die ursprünglich mundhöhlenwärts gerichtete Schalenhälfte gegen die Feilkerbenfläche zu liegen kommt (Abb. 1C). Darauf wird der Kern mit der Unterschnabelschneide oder mit der Zungenspitze von der Schale gelöst (Abb. 1D), auf die Zungenspitze genommen und nach hinten befördert. Je nach Individuum sowie Samengröße und -beschaffenheit wird der Kern vor dem Verschlucken in kleinere Stücke zerbissen. In der Regel werden kleinere Samen (Hirse, Glanz) unzerkaut verschluckt.

Früchte und Beeren bilden je nach Spezies einen mehr oder weniger wichtigen Teil in der Diät. Von größeren Früchten werden immer zuerst mundgerechte Stücke abgebissen. Dabei wird die Oberschnabelspitze in die Fruchtoberfläche eingehakt, und die Unterschnabelschneide senkt sich in das Fruchtfleisch ein und hebt einen Bissen ab. Davon wird stets die Fruchtschale entfernt, indem sich die Unterschnabelschneide, ähnlich wie beim Samenschälen, zwischen Fruchtfleisch und -schale eingräbt. Der Bissen wird vor dem Verschlucken zwi-

schen Gaumen und Unterschnabelschneide zerkaut, wobei der ausgetretene Saft aufgeleckt wird. Beeren werden oft ganz in den Schnabel genommen und mit ähnlichen Schnabelbewegungen wie beim Samenschälen von der Beerenhaut befreit, da nur das Beerenmark verschluckt wird.

Papageien verwenden beim Fressen oft den Fuß als Hilfe. Diese auffallende Verhaltensweise wurde von verschiedenen Autoren aufgegriffen und beschrieben (Friedmann & Davis 1938, Brereton & Immelmann 1962, McNeil & al. 1971, Smith 1971, Forshaw 1972), im Zusammenhang mit den Bewegungsabläufen von Schnabel und Zunge kann sie jedoch vernachlässigt werden.

Im Hinblick auf den Problemkreis zur ernährungsbedingten Radiation in der Morphologie von Schnabel und Zunge sind vor allem folgende Feststellungen von zentraler Bedeutung: Papageien schälen Samen und Nüsse sowie Früchte und Beeren stets vor dem Verschlucken, und dieses Schälen wird mit Hilfe der Unterschnabelschneide, der Feilkerbenfläche, des Quervorsprungs und der Zungenspitze ausgeführt (Abb. 1).

3.2. Trinken

Obwohl die Bewegungsphysiologie des Trinkens bei Vögeln bis heute noch nicht völlig verstanden ist (Sturkie 1965, Farner 1960, 1969, Ziswiler & Farner 1972), wurde der Trinkvorgang bereits in einigen Fällen als Unterscheidungskriterium oder als charakterisierendes Merkmal für bestimmte Vogelgruppen verwendet. Während aber früher dem Trinken noch eine Bedeutung als Verwandtschaftskriterium beigemessen wurde, z. B. das Saugtrinken der Columbidae und Pteroclididae (Tinbergen 1959), weisen neuere Arbeiten darauf hin, daß gerade das Saugtrinken in verschiedenen Vogelgruppen mehrmals unabhängig voneinander entwickelt worden ist (Schönholzer 1959, Wickler 1961, Goodwin 1965, Cade & Greenwald 1966, Skead 1975), und daß deshalb das Trinken nicht vorbehaltlos zur Klärung taxonomischer Fragen herangezogen werden kann.

Das Trinken der Papageien wurde von Poulsen (1953) und Schönholzer (1959) im Rahmen einer Untersuchung zum Trinkverhalten der Vögel berücksichtigt. Weitere Angaben zum Trinken bestimmter Papageien-Arten finden sich in den ethologischen Arbeiten von Dilger (1960), Brockway (1964), Buckley (1968), Smith (1971), Ulrich, Ziswiler & Bregulla (1972), Holyoak & Holyoak (1972), sowie bei Rand & Gilliard (1965). Aber obwohl für Papageien ethologische Merkmale zur Klärung ihrer Systematik herangezogen worden sind (Brereton & Immelmann 1962, Brereton 1963, Dilger 1960, Smith 1975), wurde dabei bisher das Trinken nicht berücksichtigt.

In der vorliegenden Arbeit wurde das Trinkverhalten innerhalb der Psittaci vergleichend untersucht. Für die funktionelle Interpretation der anhand von Zeitlupenfilmanalysen gewonnenen Ergebnisse zum Bewegungsablauf des Trin-

kens war die Berücksichtigung der Morphologie von Schnabel, Zunge und Mundhöhle von entscheidender Bedeutung. Als besonders günstig für die Analyse der Dynamik des Trinkens erweist sich die Tatsache, daß Papageien beim Trinken den Schnabel geöffnet halten, und daß deshalb die Bewegungen der relativ großen Zunge meist deutlich zu sehen sind.

Papageien können in verschiedenen Körperstellungen trinken. Normalerweise stehen sie so zum Wasser, daß sie bequem den Kopf zum Wasserspiegel senken können. Müssen sie zum Trinken den Hals stark biegen, z.B. wenn sie auf dem Rand eines relativ kleinen Wassergefäßes sitzen, so wird oft nur der Oberschnabel in die Flüssigkeit getaucht. Wird hingegen der Hals extrem gestreckt gehalten, so liegt der Schnabel viel flacher zum Wasserspiegel, so daß der Unterschnabel vollständig, der Oberschnabel hingegen nur mit der Spitze ins Wasser getaucht wird. Aus allen untersuchten Psittaci-Gruppen wurden Individuen kopfuntenhängend beim Trinken beobachtet und gefilmt. Dabei änderte sich der typische Trinkvorgang nicht, allerdings floß bei allen, außer bei den Loriinae, nachträglich wieder etwas Wasser aus dem Schnabel heraus, wenn sie nach dem Schlucken in der gleichen Lage verblieben.

Die Eintauchtiefe des Schnabels beim Trinken variiert etwas. Eine Abhängigkeit der Eintauchtiefe von der Stärke des Durstes, wie Goodwin (1965) sie für Tauben erwähnt, ist aber nicht offensichtlich. Einen Einfluß dürften die relative Höhe des Wasserspiegels zum trinkenden Versuchstier sowie individuelle Eigenheiten ausüben.

Die Dauer einer Trinkphase (vom Moment der Berührung des Wassers mit dem Schnabel bis zum Kopfheben) hängt stark vom Grad des Durstes und der Vertrautheit des Versuchstieres ab. Das Trinken erfolgt meist in mehreren aufeinanderfolgenden Trinkphasen. Die Anzahl der Trinkphasen steigt mit dem Trinkbedürfnis des Individuums.

Während des Trinkens lassen sich zwei Formen von Zungenbewegungen unterscheiden. Die eine tritt nur gelegentlich auf, vorzugsweise zu Beginn einer Trinkphase; für sich allein ist sie nur dann zu beobachten, wenn der Trinkvorgang durch eine Störung frühzeitig abgebrochen wird. Bei geöffnetem Schnabel wird dabei die Zunge frei und mehr oder weniger gerade nach vorn gestreckt und ebenso wieder zurückgezogen, ohne an den Gaumen gepreßt zu werden (Psittacinae, s.4.3.2., und Psittrichadinae, s.4.4.2.), ohne den Pinsel an der Zungenspitze zu entfalten (Loriinae, s.4.2.2.), oder ohne anschließend mit dem Unterschnabel eine Schöpfbewegung auszuführen (Cacatuinae, s.4.1.2.). Diese Zungenbewegungen sind sehr variabel, sowohl in ihrer Ausführung wie in ihrer Dauer, und dürften für die Flüssigkeitsaufnahme nicht sehr wirkungsvoll sein. Auf diese Weise scheint eine Aufnahme von Wasser nach dem Prinzip des „Zungenbenetzens“ denkbar. Die andere Form der Zungenbewegung ist gruppentypisch, rhythmisch und weitgehend stereotyp.

Schönholzer (1959) konnte die Hauptphase des Trinkvorgangs, in der das Individuum mit dem Wasser in Berührung steht, meist in zwei Phasen unterteilen. Die

„Trinkeinleitung“ unterscheidet sich in der Ablaufgeschwindigkeit oder in der Bewegungsweise vom „Eigentlichen Trinken“, dessen Bewegungen in regelmäßigem Rhythmus erfolgen, und das normalerweise länger dauert.

In Anlehnung an diese Einteilung des Trinkvorgangs können bei den Psittaci die unregelmäßig auftretenden, variablen Zungenbewegungen als „Trinkeinleitung“ und die gruppentypischen, rhythmischen Zungenbewegungen als „Eigentliches Trinken“ verstanden werden. Die Zungenbewegungen der „Trinkeinleitung“ liefern höchstens Hinweise zum Grad der Zungenbeweglichkeit. Das „Eigentliche Trinken“ hingegen kann als charakteristisches Merkmal bestimmter Gruppen der Psittaci verwendet werden und wird deshalb für jede Gruppe eingehend behandelt (4.1.2., 4.2.2., 4.3.2., 4.4.2., 4.5.2.).

3.3. Morphologie

Während bei den Vögeln der Oberflächenstruktur der Zunge stets großes Interesse entgegengebracht wurde, fand die Rhamphothek und Mundhöhle, besonders in funktioneller und vergleichend-morphologischer Hinsicht, eher wenig Beachtung.

In neuerer Zeit aber haben Goodman & Fisher (1962) bei den Anatidae die starke Verknüpfung zwischen Struktur der Rhamphothek und der Ernährungsweise hervorgehoben. Ziswiler (1965) konnte auf Grund der Gaumenstruktur und des Freßverhaltens die verschiedenen Wege aufzeigen, die bei den Oscines zur Ernährung mit enthülsten Körnern geführt haben. Bédard (1969) stellte anhand von Struktur und Form des Schnabel-Zungen-Komplexes die ernährungsbedingte adaptive Radiation innerhalb der Alcidae dar. Burton (1974) diskutierte die Verteilung und die Funktion der Schleimhautpapillen in Mundhöhle und Zunge der Charadriidea.

Bei Papageien wurde bereits früh von verschiedenen Autoren (z.B. Wagler 1832, Finsch 1867, Marshall 1889, Gardner 1925) auf Struktur- und Formunterschiede einzelner Abschnitte des Schnabels und der Zunge aufmerksam gemacht. Meistens aber wurde nur ein Teilaspekt des Schnabel-Zungen-Komplexes bei ausgewählten Formen behandelt. In neuester Zeit hat Holyoak (1973) Oberflächenstrukturen am hörnernen Gaumen und an der Zungenspitze auf ihre Verwendbarkeit als taxonomisches Merkmal für die Papageien geprüft, und Menzel & Lüdike (1974) haben den histologischen Aufbau und die Wachstumsgeschwindigkeit der Rhamphothek bei Papageien untersucht.

In der vorliegenden Arbeit werden vor allem die oberflächlichen Strukturen der Rhamphothek, der Zunge und der Mundhöhle innerhalb der Papageien vergleichend dargestellt und ihre funktionelle Bedeutung bei der Nahrungs- und Flüssigkeitsaufnahme diskutiert.

Da einerseits einzelne Oberflächenstrukturen des Schnabel-Zungen-Komplexes bei Papageien wiederholt von verschiedenen Autoren beschrieben und zum Teil unterschiedlich benannt worden sind, andererseits jedoch die meisten morphologischen Merkmale in dieser Arbeit erstmals vergleichend dargestellt werden, ist es notwendig, viele der verwendeten Begriffe zuerst zu definieren. Von früheren Autoren geprägte Begriffe wurden möglichst übernommen, besonders wenn sie sich auf die spezifischen Verhältnisse bei Papageien beziehen. Die Übernahme von morphologischen Bezeichnungen anderer Vogelordnungen impliziert jedoch nicht die Homologisierung der gleich benannten Strukturen und Merkmale. Gleichzeitig mit der Definition der Begriffe soll die Lagebeziehung der beschriebenen Strukturen zum Skelett- und Muskelsystem hergestellt werden.

3.3.1. Gaumen

(Abb. 6, 11, 19, 20, 24, 29, 33)

Unter dem Gaumen versteht man allgemein die dorsale Begrenzung, d.h. das Dach, der Mundhöhle bzw. der Schnabelhöhle. Bei Vögeln werden zwei Abschnitte des Gaumens unterschieden, nämlich der hörnerne oder Horngaumen als Teil der Rhamphotheca und der weiche Gaumen mit schleimhautbedeckter Oberfläche.

Der Horngaumen wird vollständig vom Oberschnabelknochen (= knöcherner Gaumen) unterlagert und läßt sich wiederum in zwei Abschnitte gliedern: die apikale Feilkerbenfläche und die caudale Gaumenplatte. Die Feilkerbenfläche hat ihren Namen von ihrer meist mit Feilkerben (Finsch 1867 u.a.) modellierten Oberfläche. Diese Feilkerben sind Stufen, die dadurch entstehen, daß die hintereinander stehenden Hornplatten unterschiedlicher Härte von der Unterschnabel-Schneide verschieden stark abgetragen werden (Homberger & Ziswiler 1972). Die Feilkerben können quer, gebogen oder gewinkelt verlaufen (Abb. 7). Im letzteren Fall ist die Spitze des Winkels immer caudal gerichtet. Die Feilkerbenfläche ist schräg caudo-ventral gerichtet und findet ihre caudale Begrenzung im Quervorsprung (Wagler 1832, Finsch 1867, Stresemann 1934), der meist eine deutliche Stufe bildet („Hauptstufe“ Menzel & Lüdiche 1974) (Abb. 5A). Die entsprechende Lage des Quervorsprungs wird auf dem knöchernen Gaumen durch eine Knochenleiste markiert. Die Gaumenplatte beginnt beim Quervorsprung und endet genau am caudalen Rand des knöchernen Gaumens. Ihre Oberfläche kann durch Gaumenleisten modelliert sein.

Als Übergang zwischen Horngaumen und weichem Gaumen ist die Verbindungshaut ausgebildet, die für einzelne Papageien-Gruppen typisch ist (Abb. 6, 11, 20), aber bei anderen fehlt.

Der weiche Gaumen beginnt mit dem unpaaren Gaumen („palatal cushion“ Evans 1969), der apikal vom Limen begrenzt wird. Das Limen ist ein mehr oder weniger deutlich abgegrenzter Wulst, der unmittelbar an die Gaumenplatte oder Verbindungshaut anschließt. Der unpaare Gaumen wird seitlich von den Gaumenlappen eingefaßt. Diese sitzen den Ventralkanten der Ossa palatina auf. Oral sind sie mit derselben Schleimhaut wie der unpaare Gaumen überzogen, und ihre Ventralränder stellen eine Fortsetzung des Limen dar. Die Querfalte („V-förmige Rinne“ Feder 1969) trennt den unpaaren Gaumen von der Choanenregion ab.

Die Choanenregion unterscheidet sich vom unpaaren Gaumen in der Beschaffenheit der Schleimhaut. Sie liegt zwischen den senkrecht gerichteten Ossa palatina und reicht bis zur Infundibularspalte. An der Choanenregion kann ein apikaler und ein caudaler Abschnitt unterschieden werden. Der apikale Abschnitt ist unpaar und weist oft Mündungen der Choanendrüsen auf. Der caudale Abschnitt wird von den Choanenfalten gebildet, die die Choanenspalte einfassen. Die Choanenfalten liegen horizontal und teilen die Mundhöhle in eine obere Etage („Orbitalmulde“ Stresemann 1934) und eine untere Etage (eigentliche Mundhöhle). Der Abstand zwischen dem Dach der Orbitalmulde und den Choanenfalten verringert sich nach hinten. Der Rand der Choanenfalten ist meist mit Papillen besetzt (Choanenrandpapillen). Die in den Choanenfalten eingebetteten Choanendrüsen münden entlang den Choanenfaltenrändern dorsal der Choanenrandpapillen. Die Choanenfalten tragen an ihrem caudalen Ende eine Gaumenpapillenreihe (Heidrich 1908, Schwarze 1966, Feder 1969). Die Choanenregion und ihre morphologischen Merkmale wurden bisher ziemlich uneinheitlich benannt. Deshalb wurden die Namen so gewählt, daß sie die Beziehungen der betreffenden Struktur zur Choanenspalte unterstreichen. Auch ist die Choanenregion, zumindest bei den Papageien, eindeutig und klar abzugrenzen.

Das nach caudal anschließende Rachendach (Heidrich 1908; „roof of the pharynx“ Evans 1969) ist mit konischen Papillen bestreut und wird von der Gaumendrüse unterlagert. Diese umgibt die Infundibularspalte mit zwei apikalen Schenkeln. Eine Rachenpapillenreihe (Heidrich 1908, Stresemann 1934, Schwarze 1966, Schummer 1973) markiert die Grenze zum Oesophagus.

3.3.2. Unterschnabel

(Abb. 5, 10, 18, 28, 32)

Der Unterschnabel ist löffel- bis kohlenschaufelartig geformt. Die Rhamphothek beginnt an der Unterschnabelwurzel. Der Dillenwinkel wird von den beiden median zusammenstoßenden Unterkieferästen gebildet und ist bei den Papageien bogenförmig. Er schneidet die Unterschnabelwurzel unterschiedlich tief aus. Die Kinnhaut, die an die Unterschnabelwurzel anschließt, zieht über den Knochenrand des Dillenwinkels hinweg auf die Dorsalseite des Unterkieferknochens (=

rhamphothekenfreier Abschnitt der Unterkiefersymphyse). Die Kinnhaut zieht auch seitlich an den Unterkieferästen nach oben, so daß die für die meisten Papageien typische „Kinnhöhle“ entsteht.

An der Untersnabelaußenseite kann man meist die Frontalfläche von den Seitenflächen unterscheiden (Abb. 5C). Die Frontalfläche zieht vom Dillenwinkel zur Untersnabelschneide. Die Profillinie der Frontalfläche wird als Gonys bezeichnet (s. Lucas & Stettenheim 1972). Nach hinten geht die Untersnabelschneide (Moller 1932) in die Seitenränder über, von denen sie meist durch einen mehr oder weniger deutlichen Ausschnitt abgesetzt ist.

Die Untersnabelinnenseite (Abb. 5B, 10B) wird caudal von der Rhamphothekenwurzel begrenzt, an die sich unmittelbar die Schleimhaut der Zungenunterseite (Zungenwurzel) anschließt.

3.3.3. Zunge

(Abb. 8, 13, 14, 15, 21, 22, 23, 25, 26, 30, 34)

Die Zunge ist entlang der Rhamphothekenwurzel mit dem Untersnabel verbunden (Zungenwurzel). Ein häutiger Mundhöhlenboden ist bei den Psittaci nicht ausgebildet. Die Zungenunterseite ist von einer dehnbaren Schleimhaut mit intensiver Querfältelung überzogen (Abb. 8B, 14, 23). Der unter der Schleimhaut gelegene M.genioglossus entspringt unmittelbar hinter der Rhamphothekenwurzel (Abb. 5B, 10B). Auf mittlerer Zungenlänge, jederseits des M.genioglossus, befindet sich eine Mündung der Unterzungendrüse (Abb. 8B). Der Nagel besteht aus festem, meist pigmentiertem Horn und umgibt die Ventralseite der Zungenspitze. Der Übergang von der Schleimhaut zur Nagelwurzel ist scharf. Vor dem Apikalrand des Nagels ist oft ein Schleimhautrand an der Zungenspitzenunterseite zu erkennen.

Auf der Dorsalseite kann man die Zunge sowohl funktionell als auch morphologisch in mehrere Abschnitte unterteilen. Die meisten Bezeichnungen wurden von Greschik (1917) und Stresemann (1934) übernommen.

Der Zungenkörper reicht vom Vorderrand der Zungenspitze bis zum Zungenflügelwinkel. Am Zungenkörper lassen sich zwei Teile unterscheiden: die Zungenspitze und der Zungenrücken. Die Zungenspitze ist bei den verschiedenen Gruppen spezifisch ausgebildet und reicht caudal ungefähr bis gegenüber der Nagelwurzel. Seitlich wird die Zungenspitze vom Nagel umfaßt. Meist ohne scharfe Grenze geht die Zungenspitze nach hinten in den Zungenrücken über, der sich am Zungenflügelwinkel in die paarigen Zungenflügel teilt. Auf dem Zungenrücken befinden sich die Mündungen der paarigen Zungendrüse. Die Zungenflügel werden durch eine querverlaufende Reihe von Zungenpapillen in einen apikalen und einen caudalen Abschnitt geteilt. Der apikale Abschnitt stellt meist

auch auf Grund seiner Schleimhautstrukturierung die Fortsetzung des Zungenrückens dar; die Schleimhautoberfläche des caudalen Abschnitts aber weicht deutlich davon ab und trägt oft nach hinten gerichtete, konische Papillen. Die Zungenflügel laufen caudal in eine Schleimhautfalte aus, die in Verbindung mit dem Wulst des Unterkieferdrüsenkörpers steht.

Der Zungengrund beginnt am Zungenflügelwinkel und endet vor der Larynxspalte. Er wird von den Zungenflügeln teilweise überdeckt und von der unpaaren Zungendrüse ausgefüllt.

Die Larynxplatte („laryngeal prominence“ Evans 1969) zieht vom Vorderende der Larynxspalte nach hinten. Sie ist mit konischen Papillen besetzt. Die Grenze zum Oesophagus ist meist durch eine papillenbesetzte Falte markiert. Die Ränder der Larynxspalte werden von den Stellknorpeln (Cartilagines arytaenoideae) gebildet.

3.3.4. Schnabelschluß und Mundhöhle

Papageien zeigen einen auffallend kurzen Schnabelwinkel (Abb. 5B, 10A, 18, 28, 32), dafür erweist sich die Haut am Mundwinkel als sehr dehnbar beim Öffnen des Schnabels. Bei normalem Schnabelschluß (Okklusion) trifft die Unterschnabelschneide genau auf den Quervorsprung.

Unter Mundhöhle verstehe ich den ganzen Raum von der Zungenspitze bis zum Beginn des Oesophagus, ohne zwischen Mundhöhle, bzw. Schnabelhöhle, einerseits und Schlundkopfhöhle (Pharynx) andererseits zu unterscheiden (vergl. dazu Heidrich 1908, Lucas & Stettenheim 1972, Schummer 1973).

In Ruhestellung füllt die Zunge den Unterschnabel größtenteils aus; der Vorderrand reicht bis zur Unterschnabelschneide, und der Zungenflügelwinkel liegt ungefähr auf der Höhe des Schnabelwinkels. Der Zungenkörper paßt in der Breite immer genau in den unpaaren Gaumen und wird seitlich von den Gaumenlappen eingefaßt.

Der gesamte weiche Gaumen (ohne Verbindungshaut) ist ungefähr so lang wie Zunge und Larynxplatte zusammen. Weicher Gaumen und Zungen-Larynx-Komplex sind aber etwas gegeneinander versetzt, so daß die Zungenspitze gegenüber der Gaumenplatte und die Larynxspalte gegenüber dem hinteren Teil der Choanenspalte zu liegen kommt. Die Rachenpapillenreihe liegt deshalb weit hinter der Larynxpapillenreihe.

3.3.5. Speicheldrüsen

Hier soll nur kurz auf die Speicheldrüsen der Papageien eingegangen werden; eine ausführliche Behandlung würde den Rahmen dieser Arbeit sprengen. Andererseits tragen sie maßgeblich an der Ausgestaltung der Mundhöhle und Zunge bei und sind makroskopisch, zumindest an ihren Mündungen, leicht zu erkennen. Kennzeichnend für die Speicheldrüsen der Papageien ist der Zusammenschluß von mehreren Einzeldrüsen zu kompakten Drüsenpaketen. Um der Gefahr einer unzutreffenden Homologisierung zu entgehen (vergl. Ziswiler & Farner 1972), sollen hier nur Bezeichnungen verwendet werden, die sich auf die topographische Lage der Drüsen beziehen.

An der Choanendrüse können zwei Portionen unterschieden werden. Die vordere Portion beginnt unmittelbar nach dem Horngaumen und unterlagert den unpaaren Gaumen und den unpaaren Abschnitt der Choanenregion. Sie mündet auf dem unpaaren Abschnitt der Choanenregion oder im Choanwinkel (Abb. 11, 19, 24A, 29). Die hintere Portion ist in den Choanenfalten eingebaut und reicht, makroskopisch von der vorderen Portion nicht abgrenzbar, bis zur Gaumenpapillenreihe. Ihre Mündungen befinden sich entlang den Rändern der Choanenfalten, dorsal der Choanenrandpapillen, so daß sich das Sekret nicht direkt in die Mundhöhle ergießt, sondern in die Orbitalmulde. Diese Speicheldrüse wird in den Arbeiten von Greschik (1917) und Feder (1969) behandelt.

Die Gaumendrüse nimmt fast das ganze Rachendach ein. Der Rand des Drüsenkörpers ist unter der Schleimhaut leicht zu erkennen. Die paarig angelegten Drüsenteile gehen median ineinander über. Die Mündungen sind vor allem seitlich der Infundibularspalte und im vorderen Bereich des ganzen Drüsengebietes konzentriert. Sowohl Greschik (1917) als auch Feder (1969) weisen auf eine paarige Speicheldrüse hin, die die Infundibularspalte umgibt.

Die paarige Zungendrüse mündet meist mit je einer Öffnung auf dem Zungenrücken. Die Ausdehnung des Drüsenpakets ist unter der Schleimhaut nicht zu erkennen. Diese Drüse wird von Gadow (1891) „große Drüse der Zunge“ und von Feder (1969) „craniale, obere Zungendrüse“ genannt, sowie von Giebel (1858) erwähnt.

Die unpaare Zungendrüse befindet sich auf dem Zungengrund. Die Mündungen (eine bis mehrere) liegen etwas erhöht und sind teilweise von den Zungenflügeln bedeckt. Von Greschik (1917) wird sie „obere Zungendrüse“ und von Feder (1969) „caudale, obere Zungendrüse“ genannt. Evans (1969) und Giebel (1858) erwähnen das Vorhandensein dieser Drüse, ohne sie zu benennen.

Die Unterkieferdrüse ist die auffälligste Speicheldrüse der Papageien. Das vertikal stehende Drüsenpaket liegt dem Zungenkörper mehr oder weniger eng an und flankiert teilweise den Larynx (Abb. 25B). Sein ventraler Rand ist oft auf die Zungenunterseite umgeschlagen. Auf der dorsalen Seite sind eine bis mehrere Mündungen in einer Reihe angeordnet. Die Unterkieferdrüse wurde von mehre-

ren Autoren beschrieben. Greschik (1917) und Feder (1969) bezeichnen sie als „untere Zungendrüse“. Giebel (1858) und Nitzsch (1859) erwähnen sie; Gadow (1891) nennt sie „Folliculi linguales“.

Die Unterzungendrüse befindet sich auf der Unterseite der Zunge und wird ventral vom M.genioglossus und von der Pars anterior des M.mylohyoideus anterior (Mudge 1903) bedeckt. Sie ist paarig angelegt und median verwachsen. Die so entstandene einheitliche Drüse gibt latero-apikal je einen langen Ausführungsgang ab, der auf der Zungenunterseite unmittelbar neben dem M.genioglossus mündet (Abb. 8B, 25B). Die Unterzungendrüse wird offensichtlich leicht übersehen, zumal ihre Mündungen meist in den Querfältelungen der Schleimhaut verborgen sind. Nur Giebel (1858) und Mudge (1903) scheinen diese Drüse gekannt zu haben.

3.3.6. Schnabelpapillen

Der Hornüberzug des Schnabels (Rhamphothek) wird von lebendem Gewebe unterlagert, das aus dem Corium mit Blutgefäßen und Herbstschen Tastkörperchen und der unverhornten Epidermis besteht. Dieses lebende Gewebe kann fingerförmige Fortsätze ausbilden, sog. Schnabelpapillen, die sich in die Hornschicht einsenken. Die Schnabelpapillen enthalten ebenfalls Blutkapillaren und Herbstsche Tastkörperchen, aber ihre Epidermis bildet ein spezielles „Papillenhorn“, das meist an der Oberfläche der Hornschicht mündet (vgl. auch Goujon 1869, zitiert nach Stresemann 1934; Lüdiche 1940; Menzel & Lüdiche 1974).

Die größten und längsten Schnabelpapillen befinden sich am Rand der Feilkerbenfläche, an der Oberschnabelspitze und an der Unterschnabelschneide (vergl. Abb. 2 und 3). Diese wurden bereits im vorigen Jahrhundert bei Embryonen oder bei älteren Exemplaren nach Wegmazerierung der Hornschicht beschrieben, nämlich bei *Psittacula krameri* (Saint-Hilaire 1820, zitiert nach Blanchard 1860), *Cacatua roseicapilla* und *C.haematuropygia* (Blanchard 1860), *Forpus* (Fraisie 1879, zitiert nach Ihde 1912), *Melopsittacus* (Blanchard 1860; Braun 1880, zitiert nach Gadow 1891; Gardiner 1885; Ihde 1912), *Nymphicus* (Marshall, zitiert nach Gadow 1891), *Ara macao* (Nitzsch 1862), *Amazona*, *Psittacus*, *Cacatua alba* (Gadow 1891). Die Mündungen dieser Papillen sind an der Oberfläche auch stets deutlich zu erkennen (z.B. Abb. 5B, 6A, 7, 10B, 12). Entlang der Feilkerbenfläche und an der Oberschnabelspitze werden sie stets schräg angeschliffen, so daß sie einen längsovalen Querschnitt zeigen. An der Unterschnabelschneide ist die Lage und die Form der Schnabelpapillenmündungen oft gruppentypisch. Wenn die Schnabelpapillen direkt auf der Unterschnabelschneide münden, werden sie quer angeschliffen und weisen einen rundlichen bis breitovalen Querschnitt auf, münden sie hingegen auf der lingualen Seite der Unterschnabelschneide, so ist ihr Querschnitt durch den schrägen Anschlag meist längsoval.

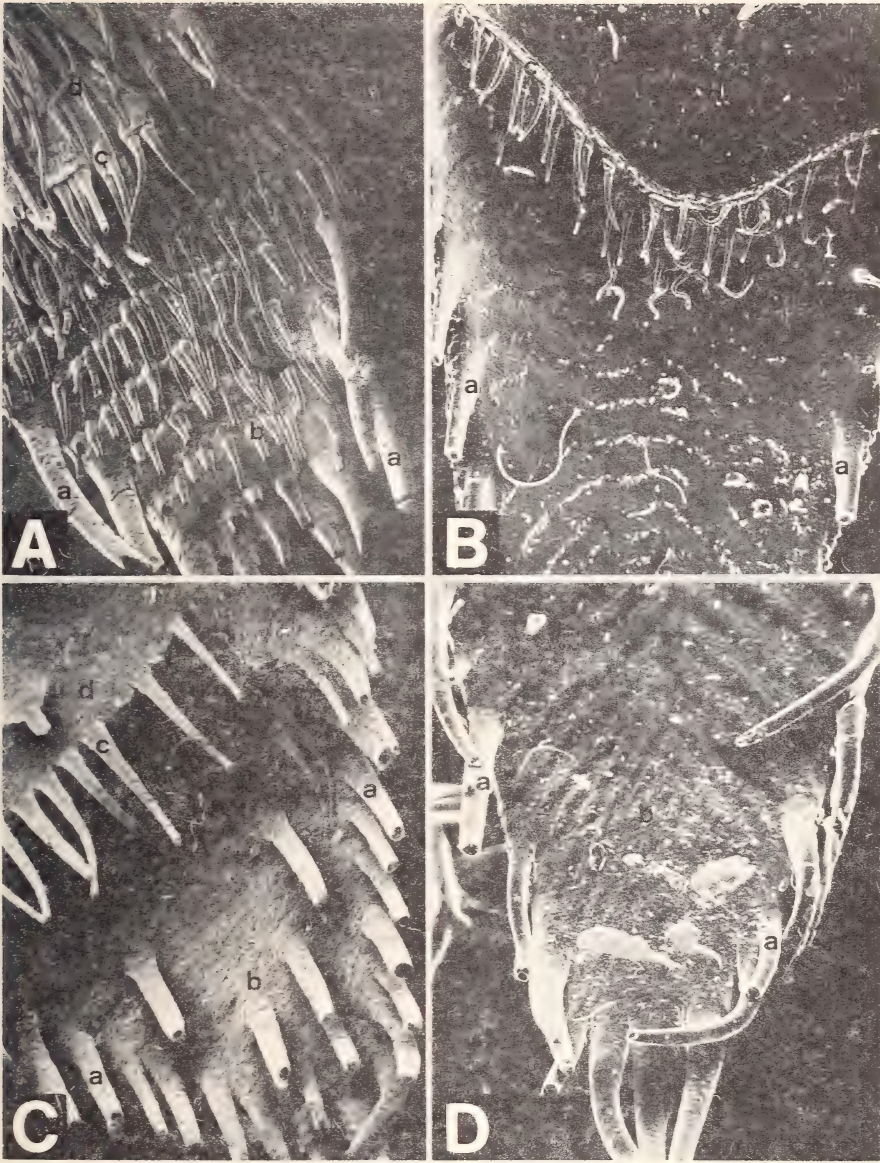


Abb. 2: Replik des lebenden Gewebes unter der Rhamphotheke, Horngaumen; A *Nymphicus hollandicus*, B *Lorius garrulus*, C *Melopsittacus undulatus*, D *Psittacula longicauda*. a Schnabelrandpapillen, b Feilkerbenfläche, c Quervorsprung, d Gaumenplatte. REM-Aufnahmen, Vergr. 16x.



Abb. 3: Replikat des lebenden Gewebes unter der Rhamphotheke, Unterschnabelschneide (*Neophema elegans*). a Schnabelpapillen. REM-Aufnahme, Vergr. 22,4x.

Auch das lebende Gewebe, das die Feilkerbenfläche, den Quervorsprung und die Gaumenplatte unterlagert, zeigt verschiedene Differenzierungen, die oft gruppentypisch sind, z.B. Leisten oder in Querreihen oder unregelmäßig angeordnete Papillen, die aber deutlich kleiner sind als die Randpapillen (Abb. 2A).

4. ERGEBNISSE, SPEZIELLER TEIL

4.1. Cacatuinae

4.1.1. Nahrung und Fressen

Die Cacatuinae können im Vergleich zu den meisten übrigen Papageien als ausgesprochen granivor bzw. nucivor bezeichnet werden, denn obwohl sie auch Früchte, Beeren, Blüten, Insekten und Larven aufnehmen (Porsch 1927, Bravery 1970, Forshaw 1969, 1973), ernähren sie sich hauptsächlich von Samen und Nüssen. Einzig *Calyptorhynchus funereus funereus* hat sich auf Insektenlarven spezialisiert (Forshaw 1969, 1973).

Auch in Gefangenschaft läßt sich feststellen, daß Kakadus vor allem Samen und Nüsse fressen und sogar nach längerer Eingewöhnung relativ wenig andere Nahrung aufnehmen. Während der Jungenaufzucht neigen sie aber dazu, etwas mehr Früchte und Gemüse zu fressen (vergl. auch O'Connor 1972). *Nymphicus* ist ein ausgesprochener Grassamenfresser, der in seiner Diät den ebenfalls steppenbewohnenden *Platycercini* gleicht (s. 4.3.1.1.).

Samen werden vor dem Verschlucken in der für die Psittaci üblichen Weise geschält (s.3.1., Abb. 1). Die Vorgänge bei der Samenbearbeitung sind an Kakadus besser zu verfolgen als bei den übrigen Psittaci, weil der Quervorsprung weit auf die Feilkerbenfläche übergreift und seitlich nicht vom Oberschnabelrand verdeckt wird (Abb. 5A). Nach dem Schälen werden die Kerne in kleinere Stückchen zerbissen, die mit der Zungenspitze nach hinten befördert werden. Die Bewegungsweise der Zunge läßt sich am besten bei *Probosciger aterrimus* verfolgen, bei dem dank dem weiten Mundhöhleneingang und der relativ kleinen Zunge, sowie der großen Lücke, die auch bei normaler Okklusion zwischen Ober- und Unterschnabelrand besteht, die Vorgänge beim Fressen bis zum Larynx verfolgt werden können. Dabei wird eine Nuß zunächst zwischen Unterschnabelschneide und Quervorsprung eingeklemmt. Die Zungenspitze tastet die Oberfläche der Nuß ab und dreht sie, bis sie eine Nahtstelle in der Schale findet. Darauf wird diese Nahtstelle auf die Unterschnabelschneide gebracht, die sich dann in die Nuß gräbt; die Zungenspitze hebt die mundhöhlenseitigen Schalenstücke ab und wirft sie aus dem Schnabel. Während der teilweise freigelegte Kern zwischen Ober- und Unterschnabel festgehalten wird, greift die muldenartig vertiefte Zungenspitze ins Innere der Nuß und befördert kleine Stückchen hinter die Zungenflügel auf die Larynxplatte. Dort werden zuerst mehrere Stücke gelagert, bevor sie gesamthaft geschluckt werden. Man erhält den Eindruck, daß die Zungenspitze wie ein Saugnapf arbeitet.

Die Beschreibung des Freßvorgangs bei *Probosciger* durch D'Ombrain (1933) stimmt weitgehend mit meinen Beobachtungen überein. Die in der Sekundärliteratur, z.B. Stresemann (1934), vereinzelt anzutreffende Darstellung des Freßvorgangs von *Probosciger* (Martens 1863, zitiert nach Finsch 1867), derzufolge die Nahrung in der röhrenförmigen Zunge nach hinten gleitet, entspricht aber nicht

den Tatsachen. Außerdem gibt schon Westermann (zitiert nach Finsch 1867) eine zutreffende Beschreibung der Zungenbewegung von *Probosciger* (vergl. auch Wallace 1869).

Das Samenfressen wurde außerdem bei mehreren *Cacatua* spp., sowie bei *Calyptorhynchus* und *Callocephalon* beobachtet (Tab. 1). Die Zungenbewegung stimmt mit derjenigen von *Probosciger* überein. Allerdings konnte nicht eindeutig festgestellt werden, ob vor dem Schlucken zuerst mehrere Nahrungsstücke auf der Larynxplatte gelagert werden oder ob jedes Stück einzeln geschluckt wird.

Das beobachtete Individuum von *Callocephalon* zeigte eine Vorliebe für Mehlwürmer. Diese wurden einzeln zwischen Oberschnabelspitze und Unterschnabelschneide gefaßt und darauf in den Fuß genommen. Der Wurm wurde senkrecht gehalten und in 3 bis 4 Bissen mitsamt dem Chitinpanzer gefressen. Diese Beobachtung stimmt in auffallender Weise mit derjenigen von Simpson (1969, zitiert nach Forshaw 1969) an *Calyptorhynchus funereus* überein.

4.1.2. Trinken

4.1.2.1. Bewegungsablauf

(Abb. 4)

Der Schnabel wird im Verlaufe des Kopfsenkens geöffnet. Während des Trinkens ist der Oberschnabel meist bis ungefähr zum Quervorsprung eingetaucht. Der Unterschnabel wird bis zum Dillenwinkel schräg in die Flüssigkeit gehalten, so daß die Frontalfläche fast waagrecht liegt. Die Zunge ist anfangs noch nicht sichtbar. Nun wird die Zungenspitze bis zur Unterschnabelschneide, selten etwas darüber hinaus, nach vorne gestreckt, ohne den Gaumen zu berühren. Anschließend wird der Zungenkörper etwas angehoben, sowie die Zungenspitze leicht nach ventral abgebogen, und in dieser Stellung zurückgezogen (Abb. 4/8). Ab und zu wird die Zunge in der gleichen Stellung, wie sie nach vorn gebracht wurde, d.h. ohne vorheriges Anheben, nach hinten-unten zurückgezogen. In einer einzelnen Trinkphase werden immer nur wenige (1 bis 3) Zungenbewegungen ausgeführt, die durchschnittlich 2/64 bis 3/64 sec dauern (vergl. Tab. 16). Während des Trinkens bewegt sich der Schnabel praktisch nicht.

Vor dem Heben des Kopfes bleibt die Zunge während mindestens 4/64 sec vollständig zurückgezogen, wobei sich der Schnabel zu schließen beginnt (Abb. 4/9 — 4/12). Noch während der Schnabel im Wasser ist, wird der Kopf nach hinten gekippt und gleichzeitig rasch gehoben, so daß der Unterschnabel mit vollständig zurückgezogener Zunge Flüssigkeit aufschöpft, wobei stets etwas Wasser herausschwappt (Abb. 4/14 — 4/16).

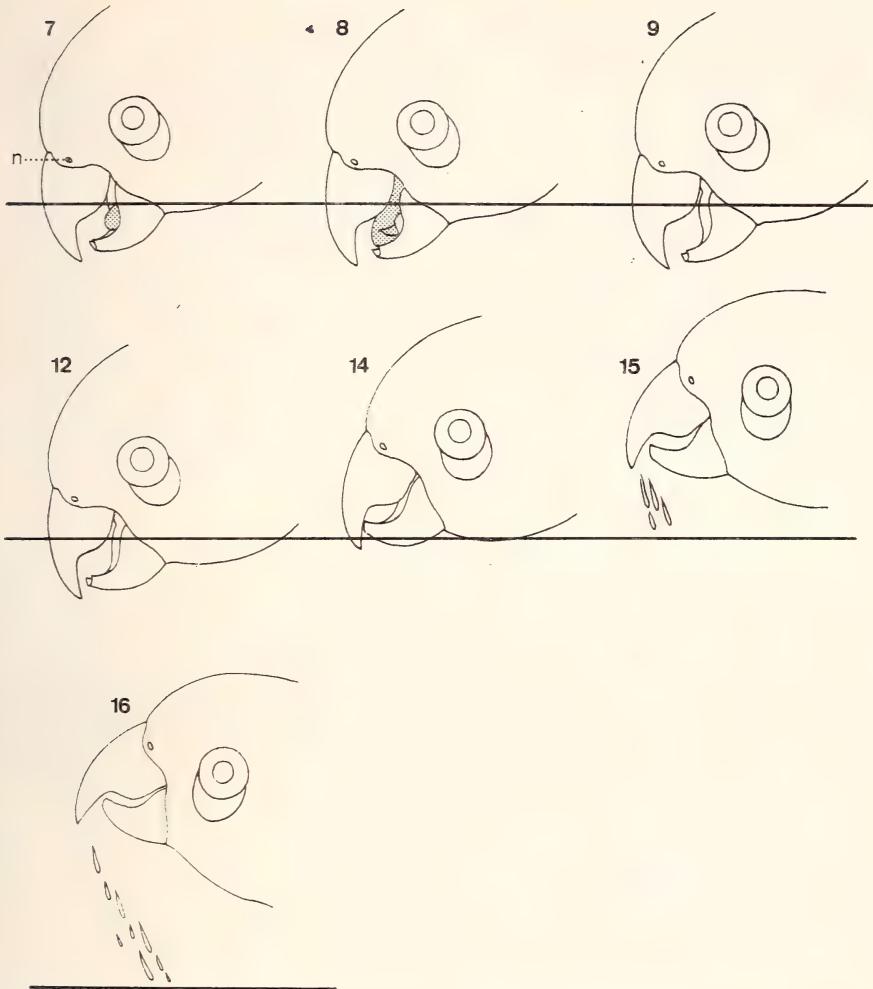


Abb. 4: Trinken der Cacatuinae (*Cacatua sanguinea*). 7—16: fortlaufende Numerierung der Einzelbilder einer Trinkphase, aufgenommen mit einer Filmgeschwindigkeit von 64 Bildern/sec. Punktraster: Zunge; n Nasenloch.

Trinkt ein Kakadu, indem er kopfunten hängt, so hebt er am Ende jeder Trinkphase den Kopf stark nach hinten zum Schlucken. Beim erneuten Kopfsenken fließt aber wieder etwas Wasser aus dem Schnabel heraus.

4.1.2.2. Funktionelle Interpretation

Die Flüssigkeitsaufnahme der Kakadus erfolgt offensichtlich vor allem durch Schöpfen mit dem Unterschnabel. Dieser wird dabei tief in die Flüssigkeit getaucht und mehr oder weniger waagrecht gehalten. Beim anschließenden Kopfhoben wird Wasser mit dem Unterschnabel aufgeschöpft.

Obwohl die Zunge während des Schnabeintauchens bewegt wird, scheint sie bei der Flüssigkeitsaufnahme eine untergeordnete Rolle zu spielen. Da in den meisten Fällen die Zungenspitze beim Zurückziehen ventral abgebogen wird, ist ein Schöpfen von Flüssigkeit mit der muldenförmigen Zungenspitze kaum möglich. Ein Abschlucken der Flüssigkeit zwischen Zunge und Gaumen wie bei den Psittacinae (s. 4.3.2) erscheint unwahrscheinlich, da nie beobachtet werden konnte, daß während des eigentlichen Trinkens die Zunge an den Gaumen gelegt wurde. Zudem befindet sich am Gaumen der Kakadus ein tiefer quergerichteter Einschnitt, bedingt durch die starke Abwinkelung zwischen Gaumenplatte und Verbindungshaut (s. 4.1.3.1.), so daß sich die kurze, schmale Zunge nicht gleichmäßig an den Gaumen legen könnte.

Schönholzer (1959) führt an, daß Kakadus Flüssigkeit durch Kopfhoben schlucken, und kommt aber zum Schluß, daß die Zunge eine wichtige Rolle beim Trinkvorgang spiele; sie beruft sich dabei auf Poulsen (1953), der die beim Trinken ausgeführten Zungenbewegungen mit dem Lappen der Hunde vergleicht. Seine Aussagen gründen aber auf Beobachtungen nicht näher bezeichneter Papageien, möglicherweise von Angehörigen der Psittacinae, bei welchen die Zunge im Gegensatz zu den Cacatuinae tatsächlich eine wichtige Funktion beim Trinkvorgang ausübt (s.4.3.2.).

4.1.3. Morphologie

4.1.3.1. Oberschnabel und Gaumen

(Abb. 2A, 5A, 6, 7A)

Das Horn der *Schnabelaußenseite* ist ziemlich matt und mit Längsrinnen und -leisten strukturiert. In der Nähe der Ränder und der Spitze zeigt das Oberflächenhorn Abschlüpfungen. Bei *Cacatua* ist das Culmen sehr breit (Abb. 6B), weshalb auch die Spitze breiter und gerundeter ist als bei den übrigen Psittaciden, hingegen ist das Culmen von *Nymphicus* schmal. Zwischen dem Seitenrand der Feilkerbenfläche und dem Seitenrand der Gaumenplatte befindet sich ein tiefer, fast rechtwinkliger Zahnausschnitt (Abb. 5A). Bei *Cacatua* ist der Oberschnabelzahn hoch, stumpf und befindet sich ungefähr in der Mitte zwischen Zahnausschnitt und Schnabelwurzel. Deshalb erscheint der Seitenrand der Gaumenplatte in der Lateralansicht bogenförmig. Bei *Nymphicus* ist der Zahn weniger hoch und näher dem Zahnausschnitt gelegen, so daß hier der Seitenrand der

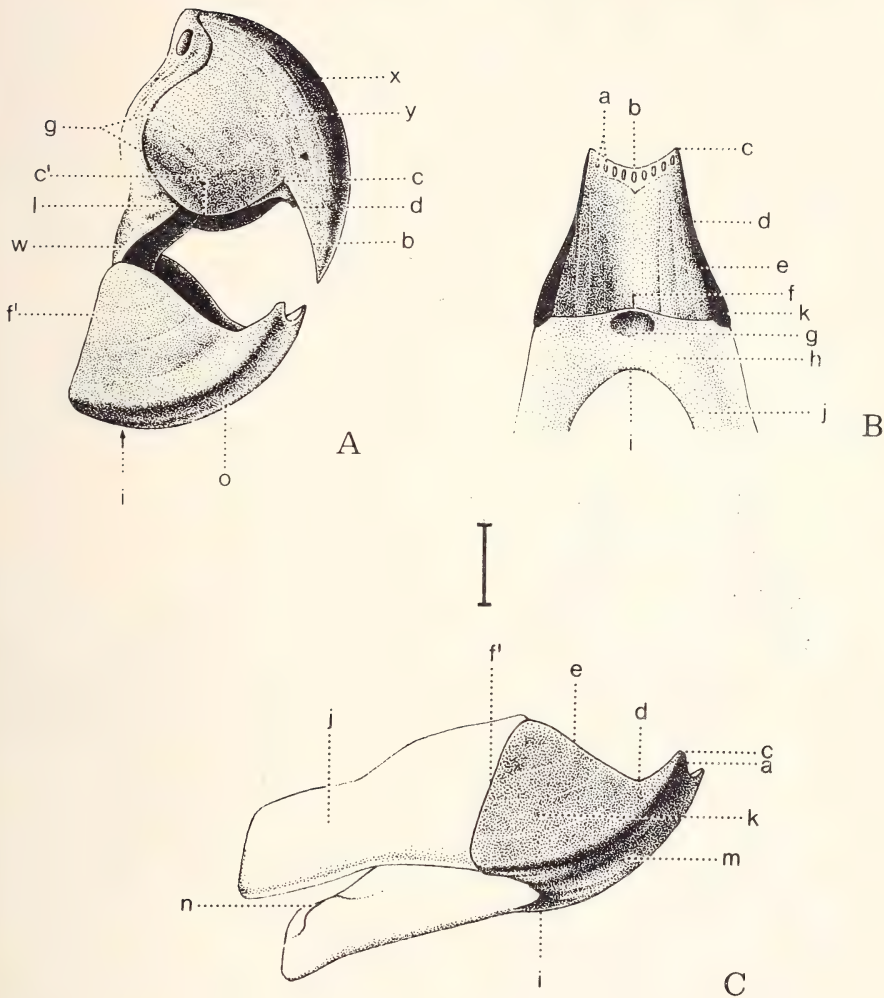


Abb. 5: *Cacatua sulphurea*. — A Oberschnabel und Unterschnabel, Seitenansicht. b Feilkerbenfläche, c Zahnausschnitt, c' Zahn, d Quervorsprung, f' Unterschnabelwurzel, g Oberschnabelwurzel, i Dillenwinkel, l Andeutung des Gaumenlappens, o Gonys, w Schnabelwinkel, x Culmen, y Oberschnabelaußenseite. — B Unterschnabel, Dorsalansicht; C Unterschnabel, Ventrolateralansicht. a Mündungen der Schnabelpapillen, b Unterschnabelschneide, c seitliche Ecke der Unterschnabelschneide, d Ausschnitt zwischen Seitenrand und Unterschnabelschneide, e Unterschnabelseitenrand, f Rhamphothekenwurzel, f' Unterschnabelwurzel, g Mulde für den Ursprung des M.genioglossus, h rhamphothekenfreier Abschnitt der Unterkiefersymphyse, i Dillenwinkel, j Unterkieferast, k Seitenfläche, m Frontalfläche, n Unterkiefergelenk. — Maßeinheit: 10 mm.

Gaumenplatte weitgehend geradlinig verläuft. Der Oberschnabelrand ist scharfkantig und umfaßt als hohe, schmale Wand Gaumenplatte und Verbindungshaut (Abb. 6B). Erst in der Nähe der Schnabelwurzel biegt er dorsal ab und verbreitert sich leicht (Abb. 5A).

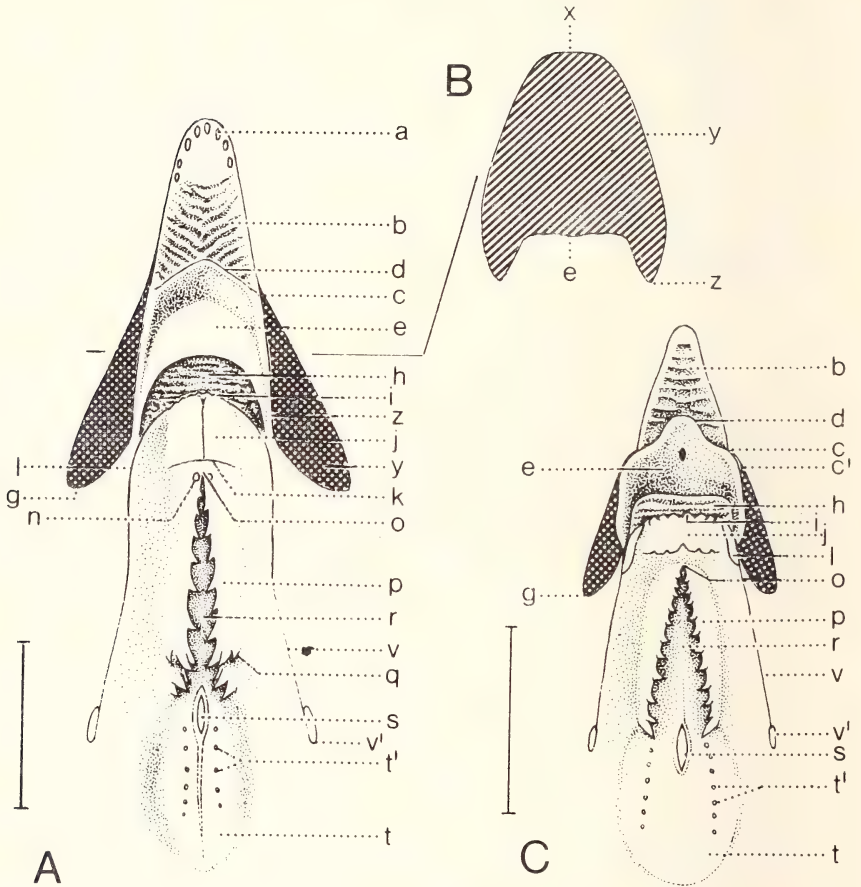


Abb. 6: A—B *Cacatua sulphurea*, A Gaumen, B Querschnitt durch Oberschnabel; C *Nymphicus hollandicus*, Gaumen. a Mündungen der Schnabelpapillen, b Feilkerben, c Zahnausschnitt, c' Zahn, d Quervorsprung, e Gaumenplatte, g Rhamphothekenwurzel, h Verbindungshaut, i Limen, j unpaarer Gaumen, k Querfalte, l Gaumenlappen, n apikalste Mündungen der Choanendrüse, o Choanenwinkel, p Choanenfalten mit Randpapillen, q Andeutung der Gaumenpapillenreihe, r Choanenspalte, bzw. Orbitalmulde, s Infundibularspalte, t Gaumendrüse, t' Mündungen der Gaumendrüse, v ventraler Rand des Os palatinum, v' aboraler Fortsatz des Os palatinum, x Culmen, y Schnabelaußenseite, z Schnabelseitenrand. Maßeinheit: 10 mm.

Die Feilkerben sind deutlich ausgebildet. Die ersten Feilkerben nach dem Quervorsprung verlaufen bei *Cacatua* etwas nach apikal abgebogen; weiter apikal sind sie quergerichtet (Abb. 6A, 7A). Bei *Nymphicus* sind sie bilateral symmetrisch und in regelmäßigen Abständen angeordnet (Abb. 6C). Bei *Cacatua* sind sie oft median unterbrochen, oder es schieben sich halbseitige Feilkerben ein. Der Abstand zwischen den Feilkerben beträgt rund 0,5–0,6 mm. Gegen die Spitze hin lösen sie sich nicht in unregelmäßige Erhebungen auf (Abb. 7A), wie bei den meisten übrigen Papageien. Die Feilkerben von *Cacatua* sind apikal schräg abfallend, und ihre Kante ist nicht scharf vorstehend (Abb. 7A). *Nymphicus* hat hingegen höhere Feilkerben (auch absolut gesehen), die apikal steiler abfallen und deren Kante scharf ist.

Das lebende Gewebe unter der Rhamphothek ist in spezifischer Weise ausgebildet. Jede Feilkerbe wird von einer Reihe fingerförmiger Papillen unterlagert (Abb. 2A). Die Papillen münden auf der Stirnfläche der Feilkerben, weshalb ihre Oberfläche aufgeraut ist. Die vorderen Randpapillen und die Spitzenpapillen sind viel kräftiger entwickelt als die Schnabelpapillen der Feilkerbenfläche (Abb. 2A).

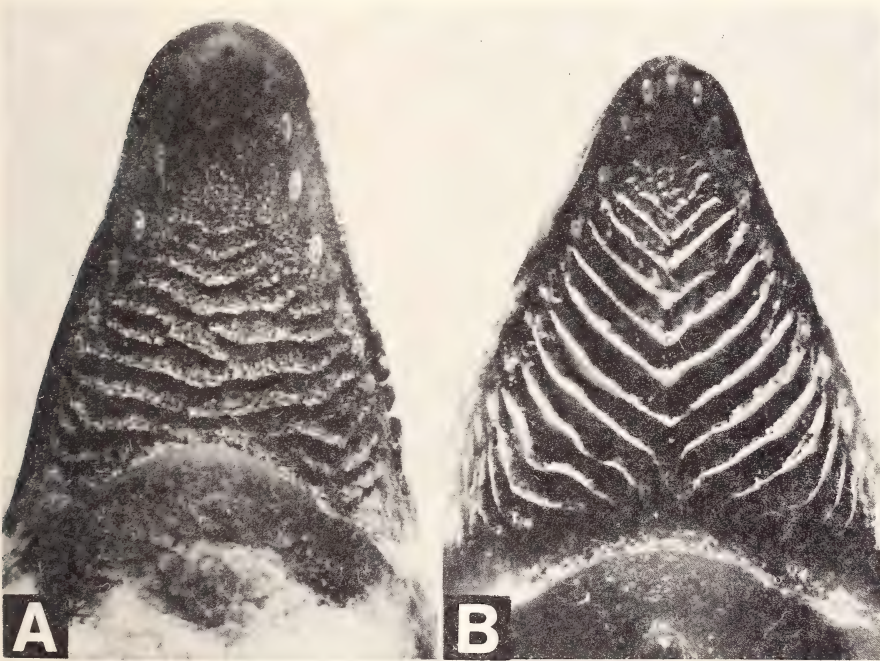


Abb. 7: Feilkerben; A *Cacatua sulphurea*, B *Poicephalus senegalus*. Vergr. 5,6x.

Der Verlauf des Quervorsprungs ist bei *Cacatua* meistens median flachwinklig abgebogen, seltener rund oder median quer. Bei *Nymphicus* verläuft der Quervorsprung median stets quer und führt seitlich schräg nach caudal. Der Quervorsprung reicht bis zum Oberschnabelrand, genau auf der Höhe des Zahnausschnitts. Die Kante des Quervorsprungs geht caudal in den Seitenrand der Gaumenplatte über. Die Stirnfläche des Quervorsprungs steht senkrecht zur Feilkerbenfläche; sehr oft ist sie median an der Basis etwas eingekerbt, so daß die Kante des Quervorsprungs leicht überhängend ist. In der Seitenansicht ist der Quervorsprung deutlich als Stufe auf der Feilkerbenfläche erkennbar (Abb. 5A).

Die Schnabelpapillen, die den Quervorsprung unterlagern, unterscheiden sich in ihrer Form nur unwesentlich von den Schnabelpapillen der Feilkerbenfläche, indem ihre Basis etwas breiter ist (Abb. 2A).

Die Gaumenplatte zeigt eine charakteristische Ausbildung. Das unterlagernde lebende Gewebe weist lange fingerförmige Papillen auf, die dicht und unregelmäßig verteilt sind (Abb. 2A), sich in das Horn der Gaumenplatte einsenken und deren Mündungen auf der Oberfläche erkennbar sind. Der Oberschnabel-Seitenrand wird von einer Reihe Schnabelpapillen unterlagert. Entlang des Quervorsprungs und der Seitenränder ist eine schmale, papillenfreie Zone zu erkennen.

Die Gaumenplatte ist caudal tief eingebuchtet, weist eine hohe Wölbung auf und ist von den steilen, scharfkantigen Seitenrändern eingefast. Man kann an ihr zwei Abschnitte unterscheiden. Am apikalen Abschnitt, der ungefähr in der gleichen Richtung liegt wie die Feilkerbenfläche, werden die Schnabelpapillen schräg angeschliffen. Der caudale Abschnitt, der weniger steil liegt, weist fast quergeschliffene Papillenmündungen auf. Die Gaumenplatte trägt normalerweise kein Oberflächenrelief. Bei *Nymphicus* befindet sich median, ungefähr auf halber Länge, eine mehr oder weniger deutliche, knopfartige Erhebung, die von einem deutlich abgrenzbaren Schnabelpapillenbündel unterlagert wird. Die Grenze zur Gelenkhaut wird von einem sehr steilen Abschnitt gebildet, der parallel zur Verlaufsrichtung der Schnabelpapillen gerichtet ist, da an ihm keine Mündungen zu erkennen sind.

Der Ansatz der Verbindungshaut ist gegenüber der Gaumenplatte nach dorsal versetzt. Die Verbindungshaut setzt entlang der ganzen caudalen Einbuchtung, d.h. entlang der Rhamphothekenwurzel an. Sie ist aber medioapikal länger als lateral, so daß die Gaumenlappen fast unmittelbar an die Gaumenplatte anschließen. Sie besteht aus einer festen Schleimhaut, die apikal glatt erscheint, nach caudal aber meist Querfältelungen aufweist. Bei gesenktem Schnabel ist sie steil gerichtet und leicht zusammengefältelt, bei angehobenem Schnabel hingegen wird sie gespannt und schräg nach vorne gezogen. Stets wird aber eine Stufe zwischen caudalem Rand der Gaumenplatte und unpaarem Gaumen ausgebildet. Die Länge der Verbindungshaut variiert innerhalb der *Cacatui*nae, wie es sich auch anhand der Lebendbeobachtungen (Tab. 1) feststellen ließ; so ist sie bei *Cacatua sulphurea* sowie bei *Nymphicus* eher kürzer als der unpaare Gaumen, bei *Cacatua goffini* meist länger.

Der weiche Gaumen ist gegenüber dem caudalen Rand der Gaumenplatte deutlich nach ventral versetzt. Der unpaare Gaumen von *Cacatua* wird apikal von einem wulstigen Limen mit flachen, etwas undeutlichen Papillen und caudal von einer halbmondförmigen, deutlichen, aber nur kurzen Querfalte begrenzt. Die glatte Oberfläche des unpaaren Gaumens trägt meist einen medianen Längswulst. Der unpaare Gaumen von *Nymphicus* weist mehrere Eigentümlichkeiten auf (Abb. 6C). Das Limen ist durch eine Reihe regelmäßiger, konischer, apikal gerichteter Papillen markiert. Caudal ist keine Querfalte ausgebildet, so daß sich die Grenze zwischen unpaarem Gaumen und Choanenregion nur anhand der unterschiedlich strukturierten Schleimhaut feststellen läßt. Quer durch den hinteren Teil des unpaaren Gaumens zieht ein Hautkamm, der nach apikal (also umgekehrt zur Querfalte der übrigen Psittaci) eine schmale Falte bildet, und der mit apikal gerichteten, konischen Papillen besetzt ist.

Die Gaumenlappen sind bei *Cacatua* ziemlich flach und von außen kaum als solche zu erkennen. Bei *Nymphicus* aber sind sie dreieckig und hoch.

Die Choanenregion liegt ungefähr in der gleichen Ebene wie der unpaare Gaumen. Die Schleimhaut ist meistens mit verstreuten, feinen Papillen besetzt. Bei *Nymphicus* ist der Papillenbesatz apikal schwächer ausgeprägt. Der unpaare Abschnitt der Choanenregion ist sehr kurz, so daß der Choanenwinkel fast an die Querfalte anschließt. Am Choanenwinkel liegen die Choanenfaltenränder nah beieinander, so daß die vordersten Choanenrandpapillen oft ineinander verzahnt sind. Nach hinten werden die Choanenfalten so schmal, daß sie nur wenig aus der Mundhöhlenseitenwand hervortreten. Eine Gaumenpapillenreihe ist meistens nicht ausgebildet und höchstens durch einzelne Papillen angedeutet, die sich auf Höhe der zweithintersten Choanenrandpapillen befinden. Bei *Cacatua goffini* befindet sich im Choanenwinkel eine unpaare caudal gerichtete Choanenrandpapille. Die Choanendrüsen münden entlang der Choanenfaltenränder. Caudal befinden sich die Mündungen dorsal der Choanenrandpapillen, nach apikal nehmen sie die Zwischenräume zwischen den Choanenrandpapillen ein. Am Choanenwinkel von *Cacatua sulphurea* und *Cacatua moluccensis* sind die vordersten Mündungen oft etwas vergrößert und leicht schräg ventral gerichtet.

Die Gaumendrüse ist bei *Cacatua* kürzer als die Choanenregion, bei *Nymphicus* ungefähr gleich lang. Caudal geht die Gaumendrüsensregion stufenlos in den Oesophagus über. Eine Rachenpapillenreihe ist nicht ausgebildet. Die Mündungen der Gaumendrüse sind in zwei Reihen angeordnet, die jederseits der Infundibularspalte nach caudo-lateral führen. Das caudale Drittel der Gaumendrüsensregion ist frei von Mündungen.

4.1.3.2. Unterschnabel

(Abb. 5)

Der Unterschnabel der Cacatuinae ist mäßig lang, an der Wurzel meistens breiter als apikal und fällt durch eine sehr stark gebogene Gonys auf. Die Frontalflä-

che ist meistens rechtwinkling von den Seitenflächen abgebogen. Die Unterschnabelwurzel wird vom Dillenwinkel meist deutlich ausgeschnitten; eine Kinnhöhle ist stets ausgebildet. Der rhamphothekenfreie Abschnitt der Unterkiefer-symphyse beträgt ein Drittel, seltener ein Viertel der Unterschnabellänge.

Die *U n t e r s c h n a b e l s c h n e i d e* ist sehr scharf, da sie durch die Feilkerbenfläche auch auf der Außenseite angerieben wird. Sie ist nach ventral meistens tief eingeschnitten und endet seitlich in mehr oder weniger spitzen Ecken. Von den Seitenrändern wird sie durch einen fast rechtwinkligen Ausschnitt abgesetzt, dessen Ausprägung jedoch ziemlich variabel ist. Die Schnabelpapillen münden mit rundlichem bis längs-ovalem Querschnitt an der Hornoberfläche. Die Mündungen befinden sich stets auf der Lingualseite der Unterschnabelschneide, wobei sie nicht bis an die Schneidenkante heranreichen.

4.1.3.3. Zunge

(Abb. 8)

Die Zunge ist ziemlich kurz und schmal, so daß sie nicht die ganze Breite des Unterschnabels einnimmt. Der Zungenrücken verbreitert sich deutlich nach hinten.

Die Schleimhaut der *Z u n g e n u n t e r s e i t e* ist derb, runzlig und quergefältelt. Bei *Cacatua goffini* sind manchmal wenige verstreute Papillen zu finden, besonders in der Nähe der Zungenwurzel. Der M.genioglossus ist als kräftiger, paariger Muskelstrang unter der Haut zu erkennen. Die paarigen Mündungen der Unterzungendrüse befinden sich ungefähr auf halber Höhe zwischen Zungenwurzel und Nagelwurzel und liegen gegenüber den Mündungen der paarigen Zungendrüsen (Abb. 8B). Der Drüsenkörper ist meist deutlich aufgetrieben, kurz und reicht caudal nur bis gegenüber dem Larynxspaltanfang.

Die *N a g e l w u r z e l* ist scharf begrenzt. Apikal weist der Nagel einen Abschliferungsrand auf und geht in die Schleimhaut über. Der Schleimhautrand an der Unterseite der Zungenspitze ist fast so lang wie der Nagel und schräg aufwärts abgebogen. Der Nagel umfaßt die Zungenseiten und greift oft etwas auf die Zungenoberseite über.

Die *Z u n g e n s p i t z e n o b e r s e i t e* ist an frischtotem oder fixiertem Material tief muldenförmig. Die lateralen Ränder des Nagels auf der Dorsalseite der Zunge sind einander stark angenähert, besonders an der Nagelwurzel. Die Schleimhautoberfläche der Zungenspitze ist nur andeutungsweise mit sehr zarten Längsrinnen strukturiert. Am lebenden Vogel ist die Zunge jedoch meist kolbenförmig, die Spitze ist rund gewölbt, und die Seitenränder des Nagels greifen nicht auf die dorsale Seite der Zunge über. Beim Fressen kann die Zungenspitze eine muldenartige Form annehmen.

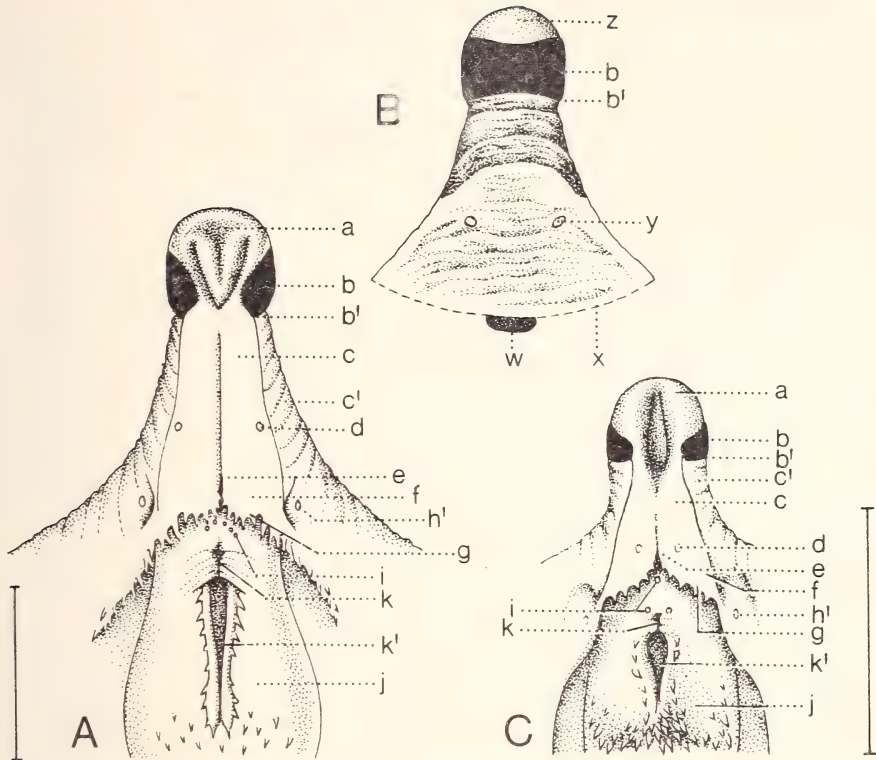


Abb. 8: A—B *Cacatua sulphurea*, A Zunge, B Zungenunterseite; C *Nymphicus hollandicus*, Zunge. a Zungenspitze, b Nagel, b' Nagelwurzel, c Zungenrücken, c' Zungenseite, d Mündung der paarigen Zungendrüse, e Zungenflügelwinkel, f Zungenflügel, g Zungenpapillen, h' Mündung der Unterkieferdrüse, i Mündungen der unpaaren Zungendrüse, j Larynxplatte, k apikaler Abschnitt, k' caudaler Abschnitt der Larynxspalte, w Querschnitt durch den Ursprung des M.genioglossus, x Zungenwurzel, y Mündung der Unterzungendrüse, z Schleimhautrand. Maßheinheit: 10 mm.

Der Zungenrücken wird von einer deutlichen Medianrinne durchzogen. Seine Schleimhaut weist eine zarte Querrinnelung auf, unterscheidet sich aber klar von der runzligen Schleimhaut der Zungenunterseite und Zungenseiten. Die Mündungen der paarigen Drüsen befinden sich nur wenig apikal des Zungenflügelwinkels, je in der Mitte zwischen Seitenrand und Medianrinne des Zungenrückens. Meist ist auf jeder Seite eine Drüsenmündung ausgebildet; seltener erhöht sich die Anzahl auf einer oder beiden Seiten auf 2 oder sogar 3. Die Drüsenkörper der paarigen Zungendrüse sind umfangreich und unter der Schleimhaut erkennbar. Sie beginnen wenig apikal der Drüsenmündungen und führen bis zum Caudalrand der Zungenflügel.

Die Zungenflügel überragen den Zungengrund und können ihn hoch überwölben. In den meisten Fällen laufen die Zungenflügel nach hinten in eine hohe Hautfalte aus, die den Larynx bis ungefähr zur Hälfte der Larynxspalte flankiert. Dabei gehen die regelmäßigen, kleinen Zungenpapillen ohne Unterbrechung auf den Rand dieser Hautfalte über. In seltenen Fällen jedoch ziehen die Zungenpapillen quer über den Anfang der Hautfalte hinweg; es wird hier deutlich, daß der caudale Abschnitt der Zungenflügel bei den *Cacatuinae* zu einer schmalen Hautfalte reduziert worden ist.

Der Dorsalrand der Unterkieferdrüsen liegt unterhalb des Zungenrückens. Der Drüsenkörper ist dem Zungenkörper eng angeschmiegt und nur apikal durch eine schmale, kurze Rinne getrennt. Umso breiter ist deshalb der Abstand zwischen Zunge und Mundhöhlenseitenwand, so daß jederseits des Zungenkörpers eine breite Rinne entsteht. Apikal reicht der Drüsenkörper bis auf Höhe der Mündungen der paarigen Zungendrüse, caudal bis höchstens zur Hälfte der Larynxspaltenlänge. In den meisten Fällen ist nur eine Mündung vorhanden, selten 2 oder 3 (Tab. 2). Die Mündung befindet sich auf der Höhe zwischen Zungenflügelwinkel und Zungenpapillenreihe.

Tabelle 2: *Cacatuinae*: Anzahl Drüsenmündungen der unpaaren Zungendrüse und der Unterkieferdrüsen.

Für jede Art ist die Anzahl der Beobachtungen angegeben.

Drüse	unpaare Zungendrüse				Unterkieferdrüsen	
Anzahl Mündungen	1	2	3	4—5	1	2—3
<i>Probosciger aterrimus</i>			1		2	
<i>Cacatua sulphurea</i>				7	14	
<i>Cacatua moluccensis</i>			1		1	1
<i>Cacatua goffini</i>	3	1			8	
<i>Nymphicus hollandicus</i>			4		6	2

Der Drüsenkörper der unpaaren Zungendrüse umgibt den Anfang der Larynxspalte pfeilspitzenförmig. Die Drüsenmündungen sind meist im Halbkreis angeordnet. Bei *Nymphicus* sind 3 Mündungen ausgebildet, bei *Cacatua goffini* 1 und bei *C.sulphurea* und *C.moluccensis* 3 bis 5 (Tab. 2).

Die Larynxplatte ist stark gewölbt, so daß die Larynxspalte erhöht liegt und der Larynx seitlich von tiefen Rinnen eingefast wird. Die Larynxspalte hat eine spezifische Form. Das vordere Drittel ist von wulstigen Lippen umgeben, die

hinteren zwei Drittel hingegen sind nur von schmalen Rändern begrenzt, die caudal aneinander stoßen und nach hinten kielartig enden. Die wulstigen Ränder können nah aneinander schließen, während gleichzeitig die hinteren zwei Drittel der Spalte offen bleiben können. Caudal geht die Larynxplatte ohne deutliche Larynxpapillenreihe stufenlos in den Oesophagus über.

4.1.3.4. Schnabelschluß und Mundhöhle

Der Unterschnabel ist vor allem an der Wurzel etwas breiter als der Oberschnabel, dessen Seitenränder leicht nach medial geneigt sind. Bei *Cacatua* passen die Schnabelseitenränder meist nicht genau aufeinander, so daß bei normaler Okklusion je nach Individuum eine mehr oder weniger ausgeprägte Lücke bestehen bleibt. Bei *Nymphicus* hingegen schließen die Seitenränder lückenlos.

Wegen der starken Biegung der Gonys trifft die Unterschnabelschneide fast senkrecht und keilartig in den Ausschnitt zwischen Quervorsprung und Feilkerbenfläche. Dabei wird die Unterschnabelschneide auf der Außenseite von der Feilkerbenfläche angeschliffen. Dadurch wird die Unterschnabelschneide besonders scharfkantig. Die Ecken der Unterschnabelschneide treffen genau in den Zahnausschnitt des Oberschnabels, den sie meist von außen etwas umgreifen.

Bei *Cacatua* ist der gesamte weiche Gaumen (ohne Verbindungshaut) ungefähr so lang wie Zunge und Larynx zusammen. Bei *Nymphicus* ist der weiche Gaumen bedeutend länger, vor allem wegen der langen Gaumendrüse. In Ruhestellung liegt der Zungenflügelwinkel gegenüber dem apikalen Drittel der Choanenregion.

4.1.4. Diskussion

Der Schnabel der Cacatuinae weicht in Aufbau und Gestalt klar von demjenigen aller anderen Psittaci ab und erweist sich als spezialisiertes Werkzeug zur Bearbeitung hartschaliger Nüsse und Samen. Obwohl der Oberschnabel auf der Höhe des Quervorsprungs schmal ist, können auch größere Nüsse am Quervorsprung fixiert werden, weil dieser seitlich nicht vom Schnabelrand überragt wird. Auf diese Weise wirkt sich die Bißkraft des Unterschnabels vor allem in der Medianen des Oberschnabels aus und nicht auf die leichter absplitternden Schnabelränder. Durch diese spezielle Konfiguration der Oberschnabelstrukturen kann der kleine Schnabelöffnungswinkel, durch den sich die Cacatuinae gegenüber den anderen Psittaci auszeichnen, kompensiert werden, indem größere Nüsse oder Samen der Breite nach in den Schnabel gelegt werden können. Da für das Aufspalten der Samen und Nüsse eine beträchtliche Kraft aufgewendet werden muß, besteht die Gefahr, daß diese nach der Seite hin ausweichen. Dies wird jedoch verhindert, indem die Unterschnabelschneide zuerst mit den beiden weit auseinanderliegenden, spitzen Seitenecken an der Oberfläche der Nuß angreift und sie anschließend mit der scharfen Kante spaltet.

Die Verbindungshaut bei den *Cacatuinae* dient in erster Linie der Überbrückung zwischen der hochgewölbten Gaumenplatte und dem tiefer liegenden weichen Gaumen. Nicht weniger wichtig ist aber ihre Funktion als Hautreserve, um die Dehnungs- und Verkürzungserscheinungen, die mit der Oberschnabelbewegung einhergehen, auszugleichen, damit der weiche Gaumen nicht zu stark deformiert werden muß.

Die Zungenspitze der *Cacatuinae* ist bisher stets als löffelförmig beschrieben worden. Meine Beobachtungen an lebenden und toten Exemplaren zeigten jedoch, daß die Form der Zungenspitze mit der Funktionsweise und dem physiologischen Zustand verändert wird. Eine feste, rundliche Zungenspitze eignet sich vorzüglich für das Betasten eines Objektes und dessen Fixierung zwischen Ober- und Unterschnabel während der Bearbeitung, hingegen ist eine muldenförmige Zungenspitze notwendig, um Nahrungsstücke in die Mundhöhle zu befördern.

Die spezifische Lage der *Cacatuinae*-Zunge im Unterschnabel und in der Mundhöhle steht möglicherweise unter anderem mit der Trinkweise im Zusammenhang. Wie eingangs beschrieben (s. 4.1.2.2.), wird nicht wie bei anderen *Psittaci* Wasser vorwiegend mit Hilfe der Zunge geschluckt, da durch die spezielle Konfiguration des Gaumens die Zunge nicht gleichmäßig angedrückt werden kann. Die Flüssigkeit wird vielmehr mit dem Unterschnabel aufgeschöpft und durch anschließendes Kopfhoben geschluckt. Dadurch, daß einerseits die Unterkieferdrüse dem Zungenkörper eng angeschmiegt ist und deshalb eine breite Rinne zwischen Zunge und Mundhöhlenseitenwand entsteht, und daß andererseits die Larynxplatte stark gewölbt ist, kann das aufgeschöpfte Wasser bei zurückgezogener und gesenkter Zunge durch die lateralen Rinnen und neben der Larynxspalte in den Oesophagus fließen.

Eine mögliche funktionelle Interpretation der typischen Larynxspaltenform bietet die bei *Probosciger* festgestellte und für die *Cacatua* spp. vermutete Freßweise, bei der vor dem Verschlucken zuerst mehrere, kleine Nahrungsstücke auf dem Zungengrund gelagert werden. Indem die Larynxspalte durch das Aneinanderlegen der apikalen, wulstigen Lippen auch nur teilweise geschlossen werden kann, ist es möglich, den Zungengrund nach hinten zu verlängern, ohne daß dabei die Atmung völlig unterbunden werden muß. Dies ist vor allem dann von Bedeutung, wenn das Bearbeiten der Nahrung längere Zeit in Anspruch nimmt. Unter der Voraussetzung der erwähnten Freßweise erweist sich auch die spezifische Gestalt der Zungenflügel, die caudal einen einheitlichen Rand bilden, als sehr geeignet, um wie mit einem Schieber die kleinen, unzusammenhängenden Nahrungsstücke auf dem Zungengrund in den Oesophagus zu befördern.

4.2. Loriinae

4.2.1. Nahrung und Fressen

Die Loriinae gelten im allgemeinen als Pollen- und Nektarspezialisten. Von allen Arten, die im Freiland beobachtet werden konnten, wird berichtet, sie ließen sich zur Futteraufnahme auf blühenden Bäumen nieder (Dahl 1899, Forshaw 1969, 1973, Diamond 1972). Daneben ernähren sie sich aber auch von Früchten, Insekten und Sämereien. Von folgenden Spezies wurde festgestellt, daß sie Samen fressen (Autor in Klammern):

Pseudeos fuscata (Forshaw 1973)
Trichoglossus ornatus (Forshaw 1973)
Trichoglossus haematodus massena (Ulrich, Ziswiler & Bregulla 1972)
Trichoglossus haematodus moluccanus (Forshaw 1973)
Trichoglossus haematodus micropteryx (Forshaw 1973)
Trichoglossus flavoviridis (Forshaw 1973)
Trichoglossus chlorolepidotus (Forshaw 1973)
Trichoglossus versicolor (Forshaw 1969)
Lorius lory (Forshaw 1973)
Lorius chlorocercus (Forshaw 1973)
Glossopsitta concinna (Forshaw 1973)
Glossopsitta pusilla (Forshaw 1969)
Glossopsitta porphyrocephala (Forshaw 1969)
Charmosyna papou (Forshaw 1973)
Charmosyna placensis placensis (Diamond 1972)

In Gefangenschaft lassen sich die Loriinae am besten bei einer vielseitigen Diät halten: Halbflüssiger Getreidebrei mit verschiedenen Zusätzen, Früchte, Milch, Joghurt, ein krümeliges Hartei-Karotten-Biskuitgemisch, Mehlwürmer, Ameisenpuppen und Sämereien; harte Nüsse hingegen können nicht gefressen werden. Auch hat sich klar gezeigt, daß Proteine in der Diät der Loriinae einen bedeutend wichtigeren Platz einnehmen als üblicherweise angenommen wird. Die Hinfälligkeit vieler Arten in Gefangenschaft beruht fast immer auf einer unzureichenden Proteinzufuhr.

Vini australis und *Charmosyna palmarum* konnten in Gefangenschaft beim Samenfressen (eingeweichte Hirse) beobachtet werden; bisher war dies im Freiland nicht möglich gewesen. Bei *Eos bornea*, *Lorius garrulus* und *Lorius domicellus* wurde beobachtet, daß sie unter Umständen bedeutende Mengen von Sonnenblumensamen und anderen Sämereien fressen. Ebenfalls in Gefangenschaft wurde festgestellt, daß während der Jungenaufzucht von allen Loriinae in vermehrtem Maße Samen gefressen werden, z.B. *Trichoglossus haematodus massena* (eig. Beobachtung), *Eos reticulata* (Phipps 1972), *Trichoglossus iris* und *Pseudeos fuscata* (Low 1976), *Trichoglossus haematodus haematodus*, *Trichoglossus haematodus moluccanus*, *Trichoglossus haematodus forsteni*, *Trichoglossus haematodus capi-*

stratus, *Trichoglossus euteles*, *Eos reticulata*, *Eos bornea*, *Lorius garrulus*, *Lorius domicellus*, *Vini australis* (Rosenberger, mündl.). Daraus geht hervor, daß die Loriinae sicher auf Pollen spezialisiert, aber dennoch fähig sind, sich wenigstens zusätzlich von Samen zu ernähren.

Im Prinzip werden Samen vor dem Verschlucken in der für die Psittaci üblichen Art und Weise geschält (s. 3.1.), allerdings deutlich langsamer als bei den Cacatuidae und Psittacidae. Beim Aufheben werden Samen immer zwischen Oberschnabelspitze und Unterschnabelschneide erfaßt und erst anschließend mit der Zungenspitze manipuliert. Die Samenkerne werden vor dem Verschlucken lange gekaut, d.h. in kleine Stücke zerbissen. Größere Kerne werden, nachdem sie mit dem Schnabel aufgehoben worden sind, oft in den Fuß genommen, um anschließend mit dem Schnabel einen Schalensplitter nach dem anderen vom Kern zu lösen.

Früchte werden in einer für die Loriinae typischen Weise gefressen. Vor dem Abbeißen wird die Fruchtoberfläche mit der aufgefächerten Zungenbürste abgetastet (s. auch Steinbacher 1951; Rand & Gilliard 1956: *Lorius lory*, *Charmosyna papou*; Ulrich, Ziswiler & Bregulla 1972). Die Zunge wird dabei nicht wie beim Trinken nach jeder Berührung der Nahrung völlig in die Mundhöhle zurückgezogen, sondern erst nach mehreren Tastbewegungen. Darauf werden mundgerechte Stücke abgebissen, indem die Oberschnabelspitze in die Frucht eingehakt wird und der Unterschnabel sich in das Fruchtfleisch einsenkt. In sehr seltenen Fällen wird die Unterschnabelschneide an der Oberfläche fixiert, und der Oberschnabel schabt das Fruchtfleisch ab. Der Bissen wird nun unter dauerndem Drehen durch die Zungenspitze zwischen Unterschnabelschneide und Horngaumen zerdrückt und zerkaut, wobei der austretende Saft mit der Zungenbürste aufgeleckt wird. Das mehr oder weniger entsaftete Stück wird durch kurzes, heftiges Kopfschütteln aus dem Schnabel geschleudert. Weniger saftreiche Fruchtstücke können auch ganz geschluckt werden. Beeren, die als Ganzes in den Schnabel genommen werden können, werden wie Samen geschält, anschließend wird das Beerenmark zerdrückt und mit der Zungenbürste aufgeleckt.

Beim Fressen von Mehlwürmern wird der Wurm meist quer in den Schnabel gelegt und zwischen Unterschnabelschneide und Horngaumen von einem Ende bis zum andern mit nibbelnden Bewegungen ausgedrückt. Seltener wird der Wurm im Fuß gehalten und Stück für Stück davon abgebissen. Der Chitinpanzer wird stets ausgeworfen. Pollen und Nektar wird mit der weit aus der Schnabelhöhle herausgestreckten Zungenspitze aufgebürstet (Hamley 1977). In Gefangenschaft wird meist die ganze pollen- und nektartragende Blüte zerkaut (eig. Beob., Steinbacher 1951).

4.2.2. Trinken

4.2.2.1. Bewegungsablauf

(Abb. 9)

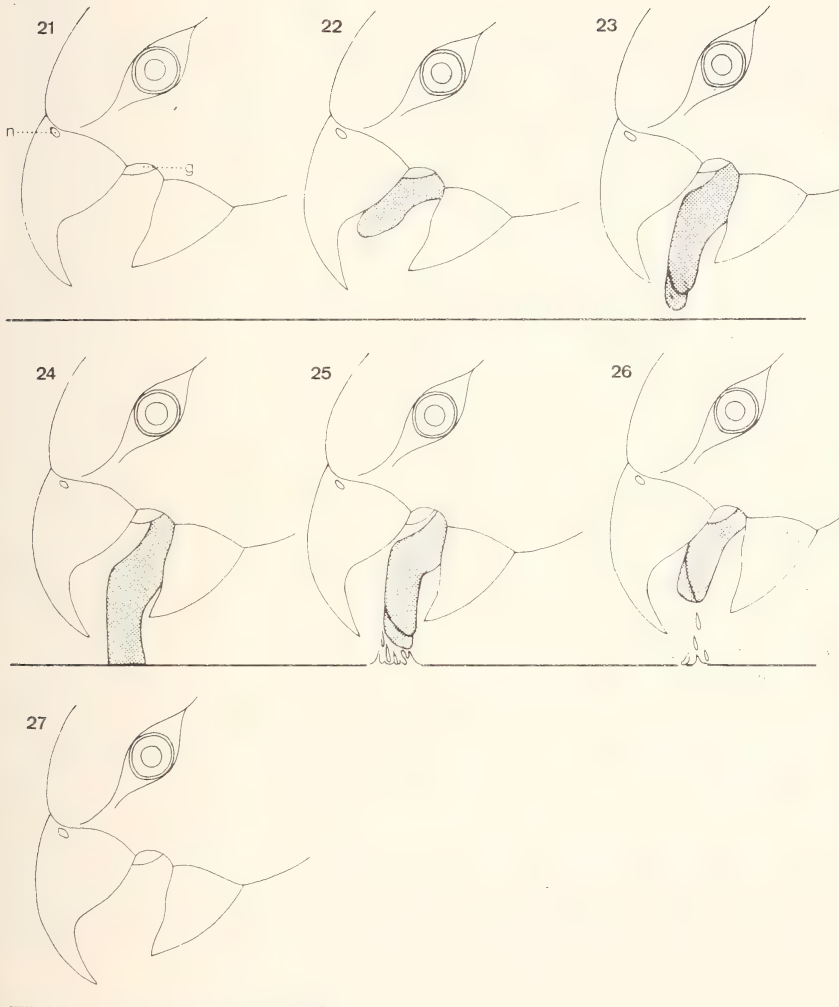


Abb. 9: Trinken der Loriinae (*Trichoglossus haematodus massena*). 21–27: fortlaufende Numerierung der Einzelbilder, aufgenommen mit einer Filmgeschwindigkeit von 64 Bildern/sec. Punktraster: Zunge; g Gaumenlappen, n Nasenloch.

Schon während des Kopfsenkens ist der Schnabel weit geöffnet und die Zunge stark vorgestreckt. Während des Trinkens wird der Kopf leicht schräg zur Wasseroberfläche gehalten. Die Schnabelspitze befindet sich oft deutlich oberhalb des Wasserspiegels (Abb. 9/21), seltener werden Ober- und Unterschnabel bis zur Hälfte in die Flüssigkeit getaucht.

Zunächst wird die Zunge nahe der Gaumenplatte nach vorn geführt (Abb. 9/22). Darauf wird die Zungenspitze, die nun weit über die Oberschnabelspitze reicht, in die Flüssigkeit getaucht, indem der Zungenkörper gegenüber dem Larynx stark abgewinkelt und sehr steil, oft sogar senkrecht zum Flüssigkeitsspiegel gerichtet wird (Abb. 9/24). Der Zungenkörper selbst wird dabei nicht verlängert, denn die scheinbare Verlängerung der Zunge wird durch eine Vorverlagerung des ganzen Zungenapparates hervorgerufen. In extremen Fällen kann dabei der Zungenflügelwinkel bis zur Oberschnabelspitze vorverschoben werden. Während des Vorstreckens der Zunge sind die Papillen an der Zungenspitze zusammengefasst. Beim Eintauchen in die Flüssigkeit werden sie durch ein ventrales Abbiegen des Zungennagels und ein gleichzeitiges Auseinanderweichen der Nagelränder auf der Zungenoberseite entfaltet. Im Moment des Zurückziehens der Zunge nimmt die ventrale Abbiegung des Nagels etwas ab, und die Zungenpapillen hängen wie ein wassergetränkter Pinsel nach unten. Der Zungenkörper wird zunächst parallel nach oben verschoben und ist damit vom Larynx etwas stärker abgewinkelt (Abb. 9/25). Nun wird die Zunge vollständig in die Mundhöhle zurückgezogen, wobei sich der Zungenkörper immer mehr der Gaumenplatte und dem unpaaren Gaumen annähert (Abb. 9/26). Zu Beginn des erneuten Vorstreckens liegt die Zunge der Gaumenplatte deutlich näher an als am Ende des Zurückziehens. Eine einzelne Vor-Rückbewegung der Zunge dauert durchschnittlich 6/64 sec (Tab. 16). Beim Vorstrecken der Zunge wird der Unterschnabel gesenkt und beim Zurückziehen wieder etwas gehoben. Der Kopf wird mit nach unten weisendem Schnabel aufgerichtet.

Diese rhythmische Trinkbewegung wurde bei allen untersuchten Arten beobachtet und verläuft ziemlich stereotyp. In seltenen Fällen kann die Zunge auch fast gerade, d.h. ohne Abwinkelung gegenüber dem Larynx, aus dem Schnabel gestreckt werden. Manchmal konnte auch beobachtet werden, wie die Zungenspitze, bei eingetauchter Oberschnabelspitze, Flüssigkeit von der Feilkerbenfläche aufpinselte.

Loris trinken ziemlich häufig mit gestrecktem Körper kopfunten hängend, wobei sie längere Zeit in dieser Stellung verharren können. Zwischen den einzelnen Trinkphasen wird der Kopf nur leicht zurückgezogen und nicht zurückgebogen. Im Gegensatz zu den anderen Papageien wurde bei ihnen nie beobachtet, daß dabei wieder Flüssigkeit aus dem Schnabel herausfloß.

4.2.2.2. Funktionelle Interpretation

Die Flüssigkeitsaufnahme erfolgt ausschließlich mit der Zunge, nach folgendem Prinzip: Die Papillen an der Zungenspitze werden auseinandergespreizt, so

daß ein Pinsel entsteht, der sich mit Flüssigkeit vollsaugt und in die Mundhöhle zurückgezogen wird. Erst beim erneuten Vorstrecken der Zunge wird der Pinsel an den vorragenden unpaaren Gaumen (s. 4.2.4.) gedrückt; dadurch wird die Flüssigkeit ausgepreßt und die Papillen in ihre Ausgangslage zurückgestreift. Das während des Zungenvorstreckens beobachtete Senken des Unterschnabels könnte unter anderem auch dazu dienen, die Zungenbewegungen möglichst wenig zu behindern.

Bei den Loriinae ist die Zungenkinetik besonders gut zu beobachten, weil die Zunge außerordentlich weit aus dem Schnabel ragen kann. Die extreme Zungenbeweglichkeit kommt auch beim Schnabelsäubern (Homberger & Ziswiler 1972) zur Geltung, bei dem die Zunge seitlich aus dem Schnabelspalt gestreckt werden kann und die Zungenspitze zwischen Mundwinkel und Oberschnabelspitze von vorn nach hinten oder umgekehrt entlanggeführt wird.

Der Mechanismus des Aufrichtens und Zusammenlegens der Zungenpapillen beim Auflecken von Blütenpollen und -saft wurde von Steinbacher (1951) eingehend untersucht. Ulrich, Ziswiler & Bregulla (1972) beschrieben das Trinken von *Trichoglossus haematodus massena* als ein Auflecken der Flüssigkeit mit dem Pinsel an der Zungenspitze. Rand & Gilliard (1965) beobachteten *Charmosyna papou*: „... it drank ... by extending its brush-tongue into the water, then retracting the tongue and apparently squeezing out the water into its mouth and swallowing it.“

4.2.3. Morphologie

4.2.3.1. Oberschnabel und Gaumen

(Abb. 2B, 10A, 11, 12)

Der äußere Hornüberzug des Oberschnabels ist glatt und zeigt im normalen Zustand keine Abschlüpfung. Die dünne Hornschicht erscheint besonders am Schnabelrand oft durchsichtig. Zahn und Zahnausschnitt sind schwach ausgeprägt und individuell variabel. Der Oberschnabelrand zeigt meistens nur einen abgerundeten Ausschnitt. Ein Zahn ist nur dann ausgebildet, wenn ein scharf abgewinkelter Zahnausschnitt vorhanden ist, wie dies bei *Trichoglossus johnstoniae* und *Trichoglossus iris* stets der Fall ist. In der Seitenansicht werden Gaumenplatte und Quervorsprung völlig vom Oberschnabelrand verdeckt (Abb. 10A).

An der Feilkerbenfläche sind stets feilkerbenartige Strukturen zu erkennen, die in Ausprägung, Verlauf und Ausdehnung sehr variabel sind.

Die Ausprägung der Feilkerben variiert von einer deutlichen Stufenstruktur bis zu dem Stadium, wo die Feilkerben nur eine Abbruchkante einer dünnen Hornschicht darstellen und bloß als Linien zu erkennen sind. Sie sind in der Nähe des

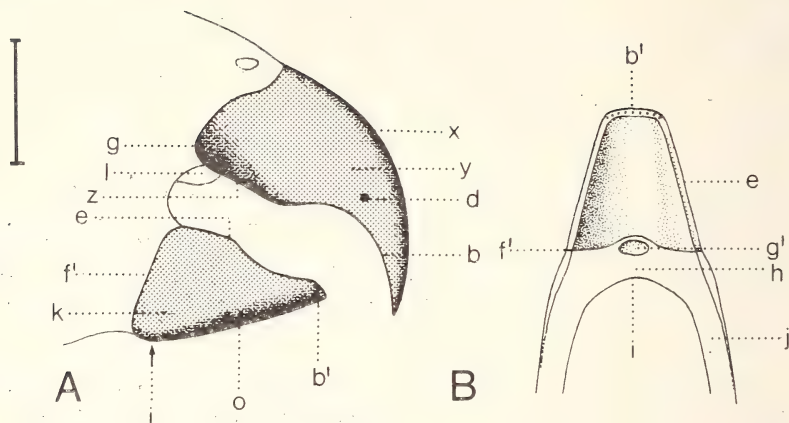


Abb. 10: *Lorius garrulus*, A Oberschnabel und Unterschnabel, Seitenansicht; B Unterschnabel, Dorsalansicht. b Feilkerbenfläche, b' Untersnabelschneide, d Quervorsprung, e Untersnabelseitenrand, f' Untersnabelwurzel, bzw. Rhamphothekenwurzel, g Oberschnabelwurzel, g' Mulde für den Ursprung des M. genioglossus, h rhamphothekenfreier Abschnitt der Unterkiefersymphyse, i Dillenwinkel, j Unterkieferast, k Untersnabelaußenseite, l Gaumenlappen, o Gonys, w Schnabelwinkel, x Culmen, y Obersnabelaußenseite, z Obersnabelseitenrand. Maßeinheit: 10 mm.

Quervorsprungs stets am deutlichsten und häufig an den Randzonen stärker ausgeprägt als im Medianbereich. Die verschiedenen Ausprägungsgrade können in 3 Klassen eingeteilt werden:

- A: Nur in der Nähe des Quervorsprungs einige Feilkerben, die meist aus mehr oder weniger zusammenhängenden, sehr niedrigen Einzelstufen bestehen. Meist großer Anteil der Feilkerbenfläche mit diffus aufgerauhter Oberfläche. (Abb. 11A).
- B: Sehr niedrige, aber deutlich erkennbare Feilkerben, die meist in Wellenlinien verlaufen und als sehr dicht in einer Linie stehende Einzelstufen zu deuten sind. Die Linien können in ihrem Verlauf unterbrochen sein. (Abb. 11B).
- C: Klare Feilkerben, deutlich stufenförmig, meist nicht unterbrochene Linienführung. Manchmal wellenförmiger Verlauf. Oft bis weit an die Spitze. (Abb. 11C).



Abb. 11: Feilkerben der Loriniinae. A Typ A (*Trichoglossus haematodus massena*, Vergr. 7,1x), B Typ B (*Trichoglossus ornatus*, Vergr. 7,1x), C Typ C (*Trichoglossus johnstoniae*, Vergr. 9x).

Trichoglossus johnstoniae weist die kräftigsten Feilkerben auf (Abb. 11C). Die kleineren Gattungen (*Phigys*, *Vini*, *Charmosyna*, *Glossopsitta*) fallen durch stärkste Reduktion der Feilkerben auf, die aber immer noch erkennbar sind (vergl. Tab. 3).

Das Verlaufsmuster der Feilkerben kann innerartlich variieren, indem diese quer zur Längsachse oder gewinkelt verlaufen. Dabei kann die Abwinkelung in einzelnen Fällen so extrem sein, daß die Feilkerben fast in Längsrichtung angeordnet sind. Manchmal sind sie in den Randzonen verzweigt. Es läßt sich dennoch feststellen, daß kleinere Arten (*Phigys*, *Vini*, *Charmosyna*) fast nur einen stark gewinkelten Feilkerbenverlauf aufweisen, und daß bei den größeren Arten die Querrichtung oder der nur schwach gebogene Verlauf häufiger zu sein scheint (Tab. 3).

Der von den Feilkerben eingenommene Anteil der Feilkerbenfläche variiert stark. Im allgemeinen reichen Feilkerben umso weiter nach apikal, je deutlicher sie ausgeprägt sind. Nach apikal lösen sie sich in ihrem Zusammenhang zusehends auf, so daß die Spitze der Feilkerbenfläche eine durch Einzelstufen aufgeraute Oberfläche aufweist (Abb. 11). Der durchschnittliche Abstand der Feilkerben beträgt 0,2 mm; er vergrößert sich bis zu 0,3 mm bei stark ausgeprägten Feilkerben.

Das lebende Gewebe unterlagert die Feilkerben mit schmalen Wülsten (Abb. 2B), die sich wie die Feilkerben apikal in diffus verteilte Erhebungen auflösen. Nur *Trichoglossus iris* zeigt zusätzlich zu den Wülsten ca. 4 bis 6 unregelmäßig angeordnete Einzelpapillen, die auf der Hornoberfläche münden und in der Größe den Schnabelrandpapillen gleichen.

Der Quervorsprung verläuft in einem tiefen Bogen. Seitlich endet er meist caudal des Zahns in deutlichem Abstand vom Schnabelrand und fällt, im Gegensatz zu den anderen Psittaci, schräg zur Feilkerbenfläche ab. Es lassen sich zwei Ausbildungsformen des Quervorsprungs unterscheiden. Die eine Form wird durch die sehr flache Abschrägung charakterisiert, die apikal ausgeprägter ist als lateral, bei der anderen Form fällt der Quervorsprung steiler ab und ist median wesentlich niedriger als lateral. Die Form des Quervorsprungs variiert innerartlich. Bei *Lorius*, *Phigys*, *Vini* und *Charmosyna* scheint die flache Form häufiger zu sein, bei den übrigen Loriinae hingegen die steile Form. Bei *Trichoglossus iris* ist der Quervorsprung meist als senkrechte Stufe ausgebildet.

Das lebende Gewebe unter dem Quervorsprung bildet lange, dünne Papillen, die lateral in 1 bis 2 Reihen angeordnet sind, am Scheitel des Quervorsprungs hingegen unregelmäßig in einer breiten Zone verstreut sind (Abb. 2B).

Die Gaumenplatte ist deutlich gewölbt (Abb. 12B), und die Hornoberfläche weist einen irisierenden Glanz auf. In der Nähe der Rhamphothekenwurzel ist die Hornschicht besonders dünn und durchsichtig. Es lassen sich zwei Typen der Oberflächenmodellierung unterscheiden. Der eine Typus weist keilförmig oder quer angeordnete Gaumenleisten auf, die oft median unterbrochen und ge-

Tabelle 3: Loriinae: Variabilität der Feilkerben, der Papillenlänge an der Zungenspitze und der Anzahl der Drüsenmündungen an der Unterkieferdrüse.
Für jede Art ist die Anzahl der Beobachtungen angegeben.

	Feilkerben- Ausprägung*			Feilkerben- Verlauf		Papillenlänge** an Zungenspitze in 0,1 mm					Anzahl Mündungen Unterkieferdrüse							
	A	B	C	gewinkelt	quer	5	7	9	11	13	15	3	4	5	6	7	8	
<i>Chalcopsitta atra</i>		2		1						1		2			2			
<i>Chalcopsitta sintillata</i>		2		1	1					1								
<i>Chalcopsitta duivenbodei</i>		1		1											2			
<i>Eos bornea</i>	1	1			1			1							2			
<i>Eos reticulata</i>		3		1	1			2				2	2				1	
<i>Pseudeos fuscata</i>	1		1	2				2				1	1	1				
<i>Trichoglossus haematodus capistratus</i>	1										1		1	1				
<i>Trichoglossus haematodus haematodus</i>	3	1	1		3				2	1		1	1	2	2			
<i>Trichoglossus haematodus massena</i>	1	1			2				1				2	2				
<i>Trichoglossus haematodus moluccanus</i>	1	1	1	1									2					
<i>Trichoglossus ornatus</i>		4			3			1				2	2	2	2			
<i>Trichoglossus johnstoniae</i>			3	1	2													
<i>Trichoglossus iris</i>	1	6	2		9		6	2				6	3	6	1			
<i>Lorius garrulus</i>	1	5		2	1			1	2				1	2		1		
<i>Phigys solitarius</i>	6			5	1					2			5	3				
<i>Vini australis</i>	9			6					4				2	6				
<i>Chamosyna palmarum</i>	4			3							1				2			
<i>Chamosyna pulchella</i>	1	2		3														
<i>Glossopsitta pusilla</i>	1			—	—								6					

* verstärkt von A zu C

** gemessen an den längsten, lateralen Papillen

geneinander verschoben sind (Abb. 12A). Je nach Exemplar sind sie stufenförmig, abgerundet oder schuppenartig mit Unterlagerung von weicherem Hornmaterial. Meistens sind die apikalen Leisten deutlicher ausgeprägt als die hinteren. Im apikalen Teil der Gaumenplatte ist oft noch ein Längswulst ausgebildet. Der andere Typus der Oberflächenmodellierung ist charakteristisch für *Phigys*, *Vini* und *Chamosyna*. Hier sind einzelne, apikal gerichtete Schuppen ausgebildet, deren Spitzen frei vorstehen und die keilförmig, seltener unregelmäßig auf der Gaumenplatte angeordnet sind. In Übergangsstadien sind die Einzelpapillen durch Leisten miteinander verbunden. Die Gaumenplattenmodellierung von *Trichoglossus iris* weicht von beiden Typen ab, indem fünf von neun Individuen keine

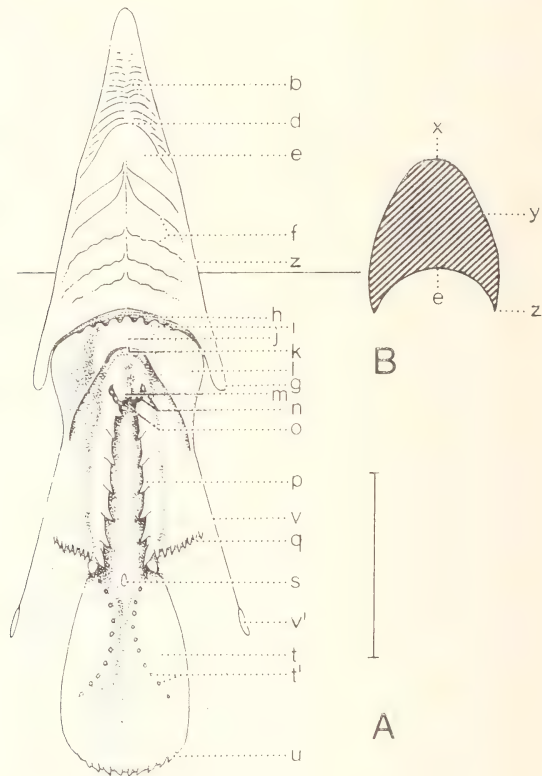


Abb. 12: *Trichoglossus haematodus haematodus*, A Gaumen, B Querschnitt durch Oberschnabel. b Feilkerben, d Quervorsprung, e Gaumenplatte, f Gaumenleisten, g Rhamphothekenwurzel, h Verbindungshaut, i Limen, j unpaarer Gaumen, k Querfalte, l Gaumenlappen, m unpaarer Abschnitt der Choanenregion, n ventrale Mündungen der Choanendrüse, o Choanenwinkel, p Choanenfaltten mit Randpapillen, q Gaumenpapillen, s Infundibularspalte, t Gaumendrüse, t' Mündungen der Gaumendrüse, u Rachenpapillenreihe, v ventraler Rand des Os palatinum, v' aboraler Fortsatz des Os palatinum, x Culmen, y Schnabelaußenseite, z Schnabelseitenrand. Maßeinheit: 10 mm.

Oberflächenstrukturierung zeigten; bei vier Individuen jedoch waren an den Randzonen 1 bis 2 ange deutete Leisten zu erkennen.

Auf dem lebenden Gewebe, das die Gaumenplatte unterlagert, sind sowohl die Gaumenleisten als auch die Schuppen präformiert.

Die *V e r b i n d u n g s h a u t* bildet zwischen Gaumenplatte und unpaarem Gaumen eine deutliche Stufe und ist wegen der hohen Wölbung der Gaumenplatte median etwas länger als lateral. Nach caudo-lateral wird sie so schmal, daß die Gaumenlappen unmittelbar an die Gaumenplatte anschließen. Bei maximal gesenktem Oberschnabel ist die Verbindungshaut leicht zusammengefältet und mehr oder weniger senkrecht zum unpaaren Gaumen gerichtet. Bei angehobenem Gaumen wird die Verbindungshaut leicht gedehnt und etwas nach schräg vorne gezogen, aber auch bei stark angehobenem Schnabel bleibt die Stufe zwischen Gaumenplatte und unpaarem Gaumen stets erhalten. Bei der Oberschnabelbewegung wird der weiche Gaumen nur wenig deformiert, denn die damit verbundenen Dehnungen und Verkürzungen werden größtenteils durch die Verbindungshaut ausgeglichen.

Das *L i m e n* ist als schmaler Wulst ausgebildet und trägt mehrere, apikal gerichtete und meist abgerundete Papillen. Der unpaare Gaumen zeigt keine Oberflächenstruktur und ist median sehr kurz, da die Querfalte einen scharfen Bogen beschreibt (Abb. 12A). Die Querfalte ist tiefer ausgebildet als bei den anderen Psittaci und bildet nach caudal einen scharfen Hautkamm.

Die *G a u m e n l a p p e n* sind länger als hoch, mäßig entwickelt und rundlich bis dreieckig. Bei stark geöffnetem Schnabel, z.B. während des Trinkens, sind sie von außen deutlich zu erkennen (Abb. 9). Da sie unmittelbar an die Gaumenplatte anschließen, werden sie während der Oberschnabelbewegung deformiert: Bei gesenktem Schnabel sind sie leicht nach außen geneigt; beim Heben des Schnabels werden sie gedehnt und ihre Ventralränder nach medial gezogen.

Die *C h o a n e n r e g i o n* ist gegenüber dem unpaaren Gaumen deutlich nach dorsal versetzt. Der unpaare Abschnitt macht ungefähr ein Viertel der ganzen Choanenregion aus und weist lateral je eine schwach gebogene Rinne auf, die zum Choanenwinkel führt und wo sich mehrere Mündungen der Choanendrüsen befinden (Abb. 12A). Die sehr schmalen Choanenfalten verlaufen fast parallel zueinander, so daß sie nicht wie bei den anderen Psittaci im Choanenwinkel spitzwinklig zusammenlaufen. Die Rand- und Gaumenpapillen sind deutlich und regelmäßig ausgebildet. Caudal der Gaumenpapillenreihe ist noch eine Randpapille ausgebildet.

Die Mündungen der *G a u m e n d r ü s e* sind oft mehrreihig und x-förmig angeordnet, wobei sich der Kreuzungspunkt direkt hinter der Infundibularspalte befindet. Im hintersten Viertel der Gaumendrüse fehlen Mündungen, und der Caudalrand wird von einer tiefen, wulstigen Falte markiert, welche mit deutlichen Rachenpapillen besetzt ist.

4.2.3.2. Unterschnabel

(Abb. 10)

Der Unterschnabel der Loriinae ist lang und nach vorn verschmälert. Die Gonys ist fast gerade. Die Frontalfläche ist schmal, stark gerundet und gegenüber den Seitenflächen nicht abgesetzt; der Dillenwinkel schneidet die Unterschnabelwurzel meistens nicht ein. Eine schmale, aber tiefe Kinnhöhle ist stets ausgebildet. Der rhamphothekenfreie Abschnitt auf der Unterkiefersymphyse beträgt $1/3$ bis $1/4$ der Unterschnabellänge.

Die U n t e r s c h n a b e l s c h n e i d e ist schmal und meist etwas nach ventral ausgeschnitten. Da der Seitenrand vor der Unterschnabelschneide nur sehr flach ausgeschnitten ist, ist diese nur undeutlich abgegrenzt. Die Schnabelpapillen münden mit rundlichem oder querovalen Querschnitt direkt auf der ziemlich stumpfen Schneide (Abb. 10B). Nach den Ecken der Unterschnabelschneide hin können sich die Papillenhöhlen gegen die Lingualseite verschieben und dabei einen längsovalen Querschnitt zeigen.

Trichoglossus johnstoniae und *T. iris* zeigen einen etwas abweichenden Schnabelbau. Bei *T. johnstoniae* ist die Gonys etwas stärker gebogen, und die Mündungen der Schnabelpapillen befinden sich auf der Lingualseite, unmittelbar an der Kante der Unterschnabelschneide. Bei *T. iris* hingegen ist die Gonys sehr stark gebogen (vergl. auch Finsch 1867), so daß der Unterschnabel deutlich kürzer und höher ist als bei den anderen Loriinae. Die Schnabelpapillen münden mit längsovalen Querschnitt auf der Lingualseite in deutlichem Abstand von der Schneidenkante, wobei die Unterschnabelschneide schärfer ist als bei den anderen Loriinae.

4.2.3.3. Zunge

(Abb. 13, 14, 15A-C)

Die Zunge ist lang, schmal und von der Spitze bis zu den Zungenpapillen fast gleich breit (Abb. 13).

Die Schleimhaut der Z u n g e n u n t e r s e i t e ist dicht quergefältelt, und die Querfalten sind unregelmäßig mit niedrigen, rundlichen Papillen besetzt (Abb. 14). Der relativ schmale M. genioglossus tritt deutlich unter der Schleimhaut in Erscheinung. Die Mündungen der Unterzungendrüse befinden sich ungefähr gegenüber dem Larynxspaltenanfang, so daß ihr Abstand von der Zungenwurzel ein Fünftel der Strecke zwischen Zungenwurzel und Nagelwurzel ausmacht. Der caudale Rand des Drüsenkörpers befindet sich gegenüber dem Larynxspaltenende.

Der glatte N a g e l, der seitlich als schmaler Rand auf die Zungenoberseite übergreift, führt bis an den Vorderrand der Zungenspitze (Abb. 14); nur bei *Trichoglossus iris* ist apikal von ihm ein schmaler Schleimhautrand vorhanden.

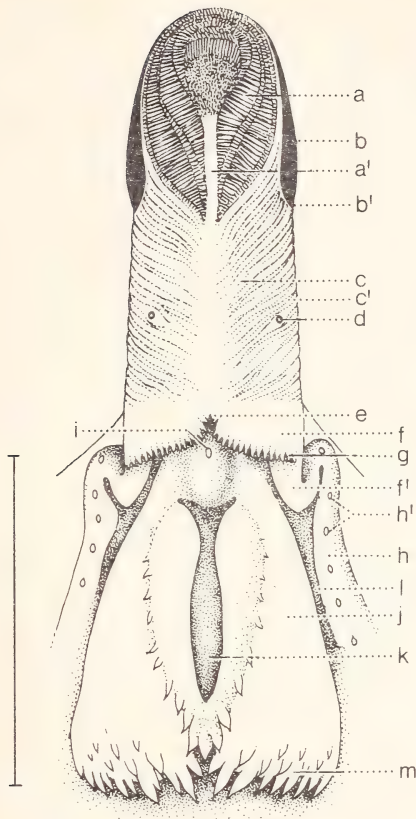


Abb. 13: *Lorius garrulus*, Zunge. a Zungenspitze mit Papillen, a' Spadix, b Nagel, b' Nagelwurzel, c Zungenrücken, c' Zungenseite, d Mündung der paarigen Zungendrüse, e Zungenflügelwinkel, f apikaler Abschnitt, f' caudaler Abschnitt der Zungenflügel, g Zungenpapillen, h Unterkieferdrüse, h' Mündungen der Unterkieferdrüse, i Mündung der unpaaren Zungendrüse, j Larynxplatte, k Larynxspalte, l larynxflankierende Hautfalte, m Larynxpapillen. Maßeinheit: 10 mm.

Die Zungenspitze trägt Papillen, die eine sog. Bürste (auch Pinsel genannt) bilden (Abb. 15A-C). Median, in direkter Fortsetzung des Zungenrückens, ist ein Längswulst ausgebildet, den ich Spadix nenne, und der rund $3/4$ der Zungenspitze durchmißt. Er weist eine mediane Längsrinne auf und läuft vorn spitz aus (Abb. 15B). Der zumindest teilweise aus Muskulatur bestehende Spadix dürfte eine entscheidende Rolle bei der Bewegung der Zungenspitze spielen. Neben dem Spadix ist die Zunge von sehr geringer Höhe und findet durch den langen Nagel Halt. Die Papillen sind in hufeisenartig bis längs verlaufenden Reihen zwischen Nagelrand und Spadix angeordnet. Die äußerste Papillenreihe schließt unmittelbar an den Nagelrand an und führt auf der Zungenoberseite schräg nach medio-caudal bis auf die Höhe der Nagelwurzel. Die Papillen sind in der Nähe des Nagels stumpf und kurz und werden zentripetal fadenförmig (Abb. 15B). Bei zu-



Abb. 14: *Trichoglossus haematodus massena*, Zungenunterseite. b Nagel, x Zungenwurzel, y Mündung der Unterzungendrüse. Vergr. 7,5x.

sammengelegter Bürste weisen die lateralen Papillen nach medial und die apikalen Papillen nach caudal (Abb. 15A). Im Gegensatz zum Befund von Churchill & Christensen (1970) bei *Glossopsitta porphyrocephala* konnte bei den hier untersuchten Arten vor dem Spadix keine papillenfreie Mulde entdeckt werden.

Die Länge der Zungenpapillen variiert bei den verschiedenen Arten (Tab. 3, Abb. 15A-C). Das geringe Zahlenmaterial erlaubt zwar keine statistisch gesicherte Aussage, doch lassen sich aus der Tabelle 3 einige Tendenzen erkennen. *Phygys*, *Vini* und *Charmosyna* weisen besonders lange Papillen auf, was noch stärker zum Ausdruck kommt, wenn man ihre geringe Zungengröße in Betracht zieht. Bei den Arten und Unterarten der Gattung *Trichoglossus* neigen vor allem die apikalen Papillen zur Verkürzung. Diese Reduktion verläuft parallel zur Verkür-

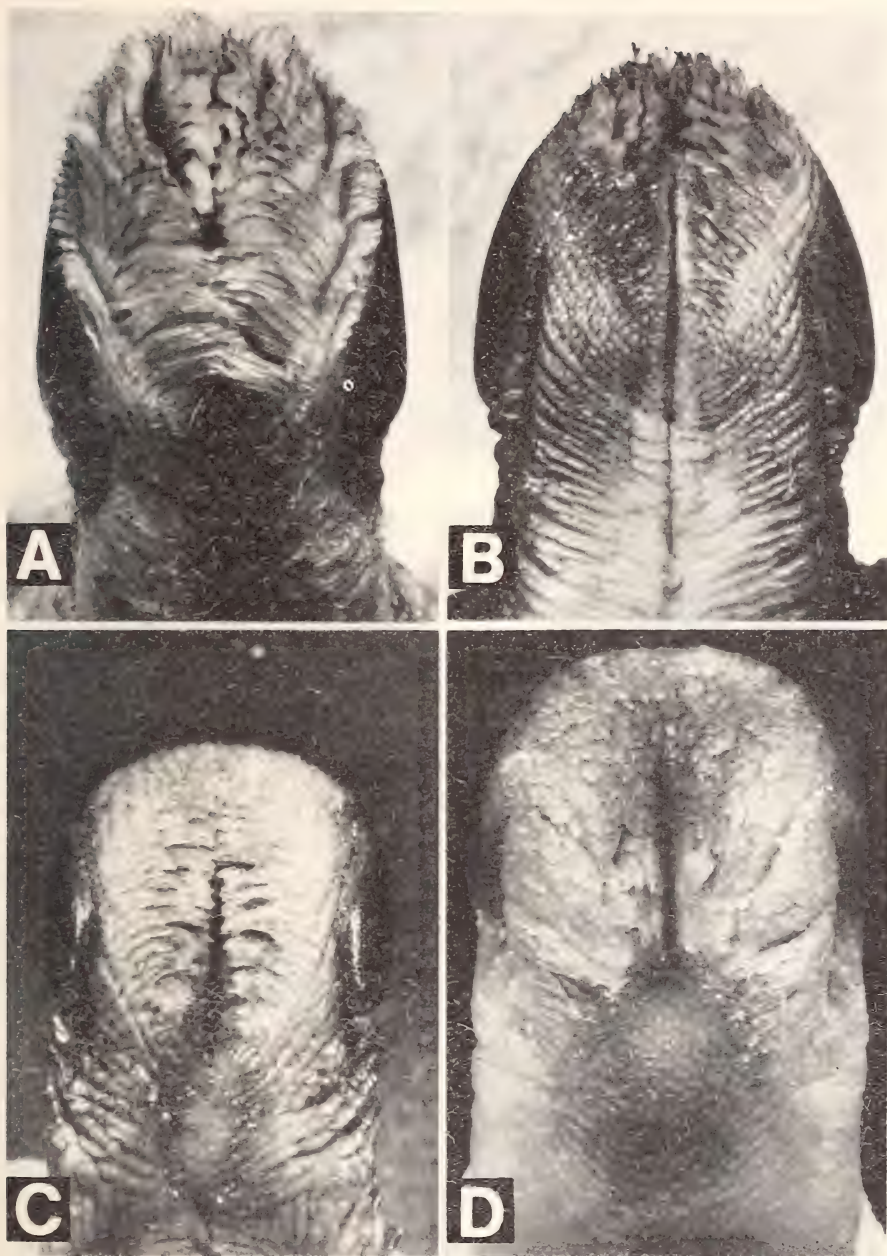


Abb. 15: Papillenbesetzte Zungenspitzen. A—C Loricinae; A *Lorius garrulus*, Vergr. 8,9x; B *Eos reticulata*, Vergr. 8,9x; C *Trichoglossus iris*, Vergr. 11,4x; D *Lathamus discolor* (Platycercini), Vergr. 11,4x.

zung der lateralen Papillen, so daß die apikalen Papillen bei *T. haematodus capistratus* noch deutlich ausgebildet, hingegen bei *T. iris* zu Stümpfen reduziert sind. Daher fällt schon bei Betrachtung mit bloßem Auge auf, daß die Zungenspitze von *T. iris* eine etwas abweichende Bürstenstruktur aufweist (Abb. 15C, vergl. auch Low 1976).

Der **Zungenrücken** wird von Epidermisleisten modelliert, die anfangs parallel zur äußersten Papillenreihe der Zungenbürste und nach hinten immer mehr quer gerichtet sind (Abb. 13). An den Zungenseiten gehen die Leisten in die Querfalten der Zungenunterseite über. Apikal sind die Leisten mit winzigen, konischen Papillen besetzt (Abb. 15B), die caudal immer undeutlicher werden. Bei Arten mit verkürzten Zungenspitzenpapillen fehlt der Papillenbesatz der Leisten fast völlig. Auf halber Strecke zwischen Nagelwurzel und Zungenflügelwinkel sind die Mündungen der paarigen Zungendrüse am äußersten Rand des Zungenrückens zu finden.

Die **Zungenflügel** sind auffallend kurz und überragen den Zungengrund nur wenig. Sie tragen, im Gegensatz zum Zungenrücken, keine Schleimhautleisten. Hinter dem nur wenig eingeschnittenen Zungenflügelwinkel beginnen die kleinen, regelmäßigen Zungenpapillen. Bei *Phigys*, *Vini* und *Charmosyna* sind die Zungenflügel median verwachsen, so daß der Zungenrücken caudal von einer durchgehenden Zungenpapillenreihe abgeschlossen wird. Der caudale Teil des Zungenflügels setzt lateral an und geht nach einem kurzen Absatz in die Hautfalte über, die den Larynx flankiert und an die sich die Unterkieferdrüse seitlich anlegt.

Der **Unterkieferdrüsenkörper** ist als schmaler Wulst zu erkennen, der apikal bis zum Zungenflügelwinkel reicht und caudal zwischen Larynxspaltenende und Larynxpapillenreihe endet. Die Mündungen sind auf der Strecke zwischen Zungenflügelwinkel und Mitte der Larynxspalte angeordnet. Die Anzahl der Mündungen auf beiden Seiten stimmt nicht immer überein; meistens sind 4 bis 5 Mündungen vorhanden, ihre Anzahl variiert aber zwischen 3 und 8 (Tab. 3).

Die längliche, **unpaare Zungendrüse** besitzt nur eine Mündung. Bei *Phigys*, *Vini* und *Charmosyna* ist der Drüsenkörper eher queroval. Bei 1 *Phigys* und bei 2 *Charmosyna pulchella* wurden 3 bzw. 2 quer nebeneinanderstehende Mündungen gefunden.

Die **Larynxplatte** endet caudal mit einer wulstigen, gegen den Oesophagus gerichteten Falte, die mit deutlichen Larynxpapillen besetzt ist.

4.2.3.4. Schnabelschluß und Mundhöhle

Die Schnabelseitenränder schließen bei normaler Okklusion lückenlos aneinander, wobei sie entweder genau aufeinandertreffen, oder indem der Unterschnabel von den Oberschnabelrändern knapp umfaßt wird. Im letzteren Fall wird vom Oberschnabel außen am Unterschnabelrand oft eine Stufe herausmodelliert.

Bei normalem Schnabelschluß trifft die Unterschnabelschneide wegen der schwachen Biegung der Gonys fast senkrecht auf die Feilkerbenfläche auf, so daß sie quer angeschliffen wird und deshalb stumpf bleibt (Abb. 10B). Bei *Trichoglossus iris* hingegen, dessen Gonys stark gebogen ist, trifft die Unterschnabelschneide senkrecht auf den Quervorsprung und ist auch schärfer.

Der gesamte weiche Gaumen (ohne Verbindungshaut) ist stets so lang wie Zunge und Larynx zusammen. In Ruhestellung liegen die paarigen Zungendrüseneintritte gegenüber dem unpaaren Gaumen.

4.2.4. Diskussion

Wie gezeigt werden konnte, sind entgegen einer weitverbreiteten Ansicht (u.a. Finsch 1867, Salvadori 1891, Holyoak 1973, Smith 1975) am Gaumen der Loriinae stets feilkerbenartige Strukturen nachzuweisen (vergl. Berlioz 1941, Verheyen 1956). Die Feilkerben sind aber durchwegs schwächer ausgebildet als bei den anderen Psittaci und zeigen eine beträchtliche individuelle und interspezifische Variabilität in Ausprägung und Verlauf. Gerade die schwache und variable Ausbildung ist aber charakteristisch für Strukturen, die sich in Reduktion befinden. Innerhalb der Loriinae konnte denn auch kein Zusammenhang zwischen dem Diätanteil an Sämereien und dem Ausprägungsgrad der Feilkerben festgestellt werden. So weist z.B. *Trichoglossus johnstoniae* deutliche Feilkerben auf und ist, im Gegensatz zu den anderen Loriinae (vergl. Homberger & Ziswiler 1972), auch ziemlich häufig beim Schnabelwetzen zu beobachten, aber der ebenfalls zur Granivorie neigende *Trichoglossus iris* (eigene Beobachtung, Low 1976) zeigt nur schwache Feilkerben. Die Ausprägung der Feilkerben scheint eher von der Mächtigkeit der Hornschicht abhängig zu sein, zumal sie besonders bei den kleinschnäbligen Arten (*Phigys*, *Vini*, *Charmosyna*) immer sehr schwach ist.

Das Gaumenleistenmuster auf der Gaumenplatte erweist sich als ein brauchbares Kriterium zur groben Bündelung innerhalb der Loriinae. Die meisten Loriinae weisen klare Gaumenleisten auf, *Trichoglossus iris* aber unterscheidet sich durch die fast völlige Reduktion der Gaumenleisten, und *Phigys*, *Vini* und *Charmosyna* werden durch die eigenartige Schuppenstruktur auf der Gaumenplatte charakterisiert.

Die besondere Lage des unpaaren Gaumens bei den Loriinae ist als eine Anpassung an die spezifische Art der Nahrungsaufnahme zu verstehen. Wegen der stufenbildenden Verbindungshaut und der tiefen Querfalte ragt der unpaare Gaumen gegenüber der Gaumenplatte und der Choanenregion nach ventral vor, so daß an ihm die Papillen der Zungenbürste abgestreift und ausgedrückt werden können. Dabei dürfte das Sekret der Choanendrüsen, die auf dem unpaaren Abschnitt der Choanenregion münden, bei der Reinigung und Pflege der Papillen eine wichtige Rolle einnehmen.

Die tiefe, wulstige Falte mit den großen Rachenpapillen am caudalen Rand der Gaumendrüse trägt wahrscheinlich dazu bei, den Rückfluß von flüssiger Nahrung aus dem Oesophagus zu verhindern. Die spezielle Fähigkeit der Loriinae, mühelos kopfuntenhangend Flüssigkeit aufnehmen zu können, ohne daß sie nachträglich wieder aus dem Schnabel herausfließt, ist wahrscheinlich eine Adaptation an die Nektarivorie, denn beim Sammeln von Blütennektar und Pollen turnen die Vögel in den Ästen blühender Bäume herum und hangen während der Nahrungsaufnahme oft mit dem Kopf nach unten (vergl. auch Porsch 1927, Groebbs 1932, Forshaw 1969, 1973, Krause 1972). Wenn aber Loris während oder unmittelbar nach der Nahrungsaufnahme abgeschossen werden, fließt die flüssige Nahrung wieder aus dem Schnabel heraus (u.a. Porsch 1927, Forshaw 1969), was wahrscheinlich mit dem Erschlaffen der Muskulatur im Oesophagusbereich zusammenhängt.

Fast alle Loriinae besitzen einen langen, ziemlich flachen Unterschnabel mit stumpfer Schneide. Bei der charakteristischen Aufnahme von Pollen und Nektar ist dieser spezifische Schnabelbau besonders vorteilhaft, weil dadurch der Schnabelöffnungswinkel vergrößert und die Zunge in ihrer Bewegung wenig behindert wird. Auch die stumpfe Unterschnabelschneide mag bei den Loriinae nicht so nachteilig sein, wie dies auf den ersten Blick erscheint, da Früchte vor allem zerquetscht und zerkaut werden, um den austretenden Saft aufzulecken. Bei *Trichoglossus iris* hingegen, und in geringerem Maße auch bei *T. johnstoniae*, ist der Schnabel kürzer, die Gonys stärker gebogen und die Unterschnabelschneide schärfer. Diese Merkmale erinnern an den Schnabelbau der Cacatuinae und Psittacinae und sind für das Samenbearbeiten viel günstiger, so daß sie bei diesen beiden Loriinae-Arten als eine Adaptation an einen vermehrten Sämereienanteil in der Diät interpretiert werden können.

Die bürstenartige Zungenspitze ist das diagnostische Merkmal der Loriinae. Weinland (1854) gab eine ausführliche morphologische Beschreibung dieser Bildung, Garrod (1872) untersuchte die Zunge der Loriinae im Vergleich zu anderen Papageien, und Steinbacher (1951) analysierte den Mechanismus des Papillenaufrichtens und -zusammenfaltens. Güntert & Ziswiler (1972) haben die Papillenstruktur der Loriinae mit derjenigen anderer Psittaci verglichen. Wie von Churchill & Christensen (1970) gezeigt werden konnte, ist die Bürstenzunge der Loriinae in erster Linie im Hinblick auf die Ernährung mit Pollen und nicht mit Nektar, d.h. Blütensaft, evoluiert worden. Da Pollen stark proteinhaltig ist, wird auch der nicht zu unterschätzende Bedarf an Proteinen, den die Loriinae in Gefangenschaft zeigen, verständlich.

Die Zungenspitze der Loriinae unterscheidet sich durch ihren spezifischen Aufbau und durch die meist bedeutendere Länge der Papillen eindeutig von den papillenbesetzten Zungen anderer Papageien, z.B. *Lathamus*, *Loriculus philippensis* (vergl. auch Güntert & Ziswiler 1972). Ihre spezielle Morphologie ermöglicht das Auseinanderspreizen und Zusammenlegen der Papillen, was aber, bei mäßigem Vorstrecken der Zunge, nicht fest mit der Zungenbewegung gekoppelt ist. Dank diesem Mechanismus konnten wohl auch längere Papillen entwickelt werden, denn ihre mechanische Abnutzung beim Bearbeiten von kompakteren Früchten und von Samen wird durch das Zusammenfallen wesentlich vermindert. Die innerhalb der Loriinae festgestellte Variabilität der Papillennlänge hingegen ist sicher zum Teil auf unterschiedliche mechanische Abnutzung zurückzuführen, dennoch lassen sich auch hier gruppenspezifische Tendenzen aufzeigen. So weisen z.B. die kleineren Spezies (*Phigys*, *Vini*, *Charmosyna*), die sicher weniger Samen fressen als andere Arten, im Vergleich zur Zungengröße die längsten Papillen auf. Bei *Trichoglossus iris* dagegen, und in geringerem Grade auch bei anderen *Trichoglossus*-Arten, sind die Papillen reduziert worden, allerdings unter Beibehaltung der für die Loriinae typischen Grundstruktur der Zungenspitze. Dabei sind die apikalen Papillen von der Reduktion am stärksten betroffen worden. Diese Papillen unterliegen einerseits einer starken mechanischen Beanspruchung und werden dementsprechend abgenutzt, andererseits dürften gerade sie die Bearbeitung von Samen am meisten behindern. So erscheint es sinnvoll, daß parallel zur Adaptation an die Granivorie, wie sie bei *Trichoglossus iris* zu beobachten ist, die apikalen Papillen zuerst und am stärksten zurückgebildet werden. Aus den erwähnten Beispielen kann man schließen, daß die Papillennlänge möglicherweise einen brauchbaren Indikator für den Grad der Nahrungsspezialisierung einer bestimmten Art darstellt.

Im Gegensatz zu den übrigen Loriinae wird bei *Trichoglossus iris* der apikale Abschnitt der Zungenspitze, der nur Papillenstummel trägt, auf der Unterseite nicht vom Nagel unterstützt. Es scheint deshalb, daß der Nagel nicht nur eine Stützfunktion ausübt für die apikal des Spadix sehr flache Zungenspitze, sondern auch bei der Aufrichtebewegung der Papillen eine Rolle spielt.

Die auffallend geringe Entwicklung der Zungenflügel scheint im Zusammenhang mit der Nahrungsspezialisierung der Loriinae zu stehen. Da die Zungenflügel eine wichtige Rolle beim Befördern von Nahrungsstücken in den Oesophagus ausüben, kann bei einer Spezialisierung auf Pollen und Fruchtsäfte weitgehend auf diese Funktion verzichtet werden. Bei den extremen Pollenspezialisten *Phigys*, *Vini* und *Charmosyna* sind die Zungenflügel durch Verwachsung sogar noch weiter reduziert als bei den anderen Loriinae.

Die tiefe Falte am caudalen Rand der Larynxplatte mit den deutlichen Larynxpapillen dürfte den Rückfluß von Nahrung ebenso verhindern helfen wie die Falte am caudalen Rand der Gaumendrüse, obwohl beide Bildungen nicht genau einander gegenüberliegen.

4.3. Psittacinae

4.3.1. Nahrung und Fressen

Die Psittacinae gelten im Vergleich mit den Loriinae, Psittrichadinae und Loriulinae als granivor. Bei ihnen jedoch variiert die Diät etwas deutlicher je nach Art. Die Nahrung wird von ihnen stets in der für Papageien typischen Weise vor dem Verschlucken geschält (s. 3.1., Abb. 1).

Zur Ernährung der Psittacinae sind Freilanduntersuchungen, die sich über einen längeren Zeitraum erstrecken, nur sehr spärlich vorhanden (z.B. Skead 1964, Forshaw 1969); meistens stützen sich solche Untersuchungen auf mehr oder weniger zufällige Beobachtungen oder auf Analysen des Mageninhaltes. Deshalb ist es kaum möglich, anhand der Literatur den Umfang und die quantitative Zusammensetzung des Nahrungsspektrums oder gar saisonal bedingte Schwankungen in der Diät genau zu erfassen. Letzteres wäre aber besonders wichtig, um von einer bestimmten Struktur den adaptiven Wert zu erfassen. Denn dieser kann unter Umständen in der Fähigkeit begründet sein, vor allem in Zeiten einer Futterverknappung eine bestimmte Nahrungsquelle optimal auswerten zu können, während dieselbe Nahrungsquelle in der übrigen Jahreszeit von untergeordneter Bedeutung sein kann. Außerdem können die Nahrungsansprüche auch innerhalb der Art variieren, was z.B. für die Unterarten von *Calyptorhynchus baudinii* (Cacatuinae) (Saunders 1974, vergl. auch Campbell & Saunders 1976) oder für einzelne Populationen von *Barnardius zonarius* (Forshaw 1973) belegt ist.

In Gefangenschaft sind die Ernährungsgewohnheiten zwar besser zu studieren, doch kann eine allgemein gültige Aussage über die quantitative und qualitative Nahrungszusammensetzung einer bestimmten Spezies nur mit gewissen Vorbehalten gemacht werden, da sich die meisten Psittacinae mit einer hauptsächlich aus trockenen Sämereien bestehenden Ersatznahrung halten lassen. Auch können viele Individuen nur mit großer Mühe und nach längerer Zeit an eine ausgewogenere, d.h. natürlichere Ernährung gewöhnt werden. Hinzu kommt, daß bei Papageien individuell variierende Präferenzen bestimmter Nahrungsmittel oder Samengrößen (vergl. auch Howard 1969) besonders ausgeprägt sein können.

Die hier dargestellten Probleme gelten zwar für alle Angehörigen der Ordnung, sie fallen aber bei der Untersuchung der Psittacinae besonders ins Gewicht und werden deshalb unter diesem Kapitel eingehender behandelt. Da bereits bei den Cacatuinae und Loriinae gezeigt werden konnte, daß das Vorhandensein vieler Strukturen und Merkmalsausprägungen nur im Zusammenhang mit der spezifischen Ernährungsweise zu verstehen ist, müssen wir bei der weniger einheitlichen Gruppe der Psittacinae auf die Spezialisierung einzelner Arten oder Gattungen eingehen, um allfällige Struktur- oder Merkmalsunterschiede auf ihre Bedeutung hin interpretieren zu können.

4.3.1.1. Platycercini

Die Platycercini gelten im großen und ganzen als ausgesprochen granivor. Aus den Freilandbeobachtungen (zusammengefaßt von Forshaw 1969, 1973) geht jedoch hervor, daß beträchtliche Unterschiede in Bezug auf die Zusammensetzung der Diät verschiedener Arten, Unterarten und sogar Populationen bestehen können. Neben dem Samenfutter gehören auch Blüten, Früchte, Grünfutter und Insekten zum Nahrungsspektrum.

Bei den eher kleinschnäbligen Formen (*Melopsittacus*, *Neopsephotus*, *Neophe-ma*, *Psephotus*) stellen Grassamen einen vorherrschenden Teil der Diät dar, wobei *Melopsittacus* als extremer Spezialist zu betrachten ist. Bei den größeren Formen (*Barnardius*, *Platycercus*) ist der Diätanteil an Blüten und Früchten im allgemeinen erhöht, und es werden vor allem Baumsamen gefressen. *Platycercus icterotis* frißt vor allem Grassamen (Forshaw 1969). *Purpureicephalus* ernährt sich hauptsächlich von Samen von *Eucalyptus calophylla* (Forshaw 1969), daneben auch von anderen Samen und zeitweise von viel Früchten (Serventy & Whittell 1967). *Lathamus* nimmt vor allem Nektar, Pollen und Insekten auf, aber auch Früchte und Samen (Hindwood & Sharland 1964). *Cyanoramphus* scheint neben Samen auch relativ viel Früchte und Grünfutter zu fressen. Bei der weitgestreuten, insulären Verbreitung dürften beträchtliche Unterschiede zwischen der Nahrungszusammensetzung verschiedener Formen bestehen (vergl. Taylor 1971, zitiert nach Forshaw 1973; Taylor 1975). Bei *Eunymphicus* ist der Diätanteil an Früchten beträchtlich neben dem Samenfutter (Bregulla mündl., Forshaw 1973), und *Prosopeia* frißt hauptsächlich Früchte und Beeren, aber auch etwas Samen und Getreide (Mayr 1945, Forshaw 1973, Bregulla mündl.).

In Gefangenschaft zeigt es sich, daß alle Platycercini an eine ausschließliche Samendiät gewöhnt werden können. Dies gilt auch für *Lathamus*, *Eunymphicus* und *Prosopeia*. Andererseits gelingt es bei geschickter Haltung, alle Arten zusätzlich an Früchte und Grünfutter, an das krümelige Hartei-Karotten-Biskuitgemisch und an Ameisenpuppen zu gewöhnen. Dies gelingt sogar beim extrem granivoren *Melopsittacus*. *Lathamus* hingegen kann auch nur mit einem Nektarersatzfutter und Früchten am Leben erhalten werden, dennoch ist er stärker auf Samenfutter angewiesen als die Loriinae.

4.3.1.2. Psittaculini

Fast alle Psittaculini ernähren sich sowohl von Samen als auch von Früchten, extreme Nahrungsspezialisten sind selten (vergl. Forshaw 1973).

Als hauptsächlich granivor gelten *Polytelis*, besonders *P. alexandrae*, und *Agapornis*, besonders *A. cana*. *Alisterus* und *Aprosmictus* fressen vor allem Samen, nehmen aber auch andere Nahrung zu sich (Früchte, Nektar, Insekten). *Tanygnathus*, *Eclectus*, *Geoffroyus* (auch Bregulla mündl.) und *Prioniturus* neigen zur Fructivorie. *Prioniturus luconensis* frißt u.a. auch Maisblüten und -körner; von

seiner Lebensweise ist aber sehr wenig bekannt (Forshaw 1973). Anhand der Literatur ist es nicht möglich zu entscheiden, ob *Psittacula* eher als Frucht- oder eher als Samenfresser anzusprechen ist; wahrscheinlich bestehen hinsichtlich der Nahrungsspezialisierung interspezifische Unterschiede. Forshaw (1973) erwähnt für fast alle Arten in erster Linie Sämereien neben Früchten etc. als Nahrung. Henry (1955) und Ali & Ripley (1969) hingegen geben in erster Linie Früchte nebst Sämereien u.ä. an. Dubale & Rawal (1965) bezeichnen *Psittacula krameri* sogar als ausgesprochenen Fruchtfresser. Eine Analyse des Mageninhaltes von *P.eupatria* (Husain & Bhalla 1937, zitiert nach Ali & Ripley 1969) andererseits ergab 66 % Sämereien, und Güntert & Homberger (1973) konnten diese Art beim Fressen von Nüssen beobachten.

In Gefangenschaft lassen sich die meisten Arten bei einer hauptsächlich aus Samen bestehenden Diät halten, so auch *Geoffroyus heteroclitus* (Bregulla, briefl.) und *Psittacula* spp. Eine Neigung zur Fructivorie konnte bei *Eclectus* (auch Howard 1969), *Tanygnathus megalorhynchus* und *Prioniturus platurus* festgestellt werden.

4.3.1.3. Psittacini

Die Psittacini nehmen vor allem Samen und Nüsse auf; die *Poicephalus*-Arten sind sogar ausgesprochen granivor (vergl. Skead 1964 für *P.robustus*, eigene Beobachtungen an *P.senegalus* in Gefangenschaft).

4.3.2. Trinken

4.3.2.1. Bewegungsablauf

(Abb. 16, 17)

Während des Kopfsenkens ist der Schnabel meist bereits geöffnet, und die Zungenspitze reicht ungefähr bis zur Unterschnabelschneide. Beim Trinken wird der Schnabel normalerweise ungefähr senkrecht zur Flüssigkeitsoberfläche gehalten. Die Eintauchtiefe des Schnabels ist sehr variabel, sie kann sich sogar im Verlaufe einer Trinkphase ändern. Meistens ist sowohl der Oberschnabel bis zum Quervorsprung, bzw. bis zum Oberschnabelzahn, als auch die Unterschnabelschneide eingetaucht. Es kann aber auch nur die Oberschnabelspitze in die Flüssigkeit gehalten werden. Mehrmals wurde beobachtet, wie der ganze Schnabel fast bis zu den Nasenlöchern eingetaucht wurde. Beim Trinken ist der Schnabel unterschiedlich weit geöffnet. Um die Bewegungen der Zunge nicht zu behindern, kann auch der Unterschnabel etwas nach vorn geschoben werden.

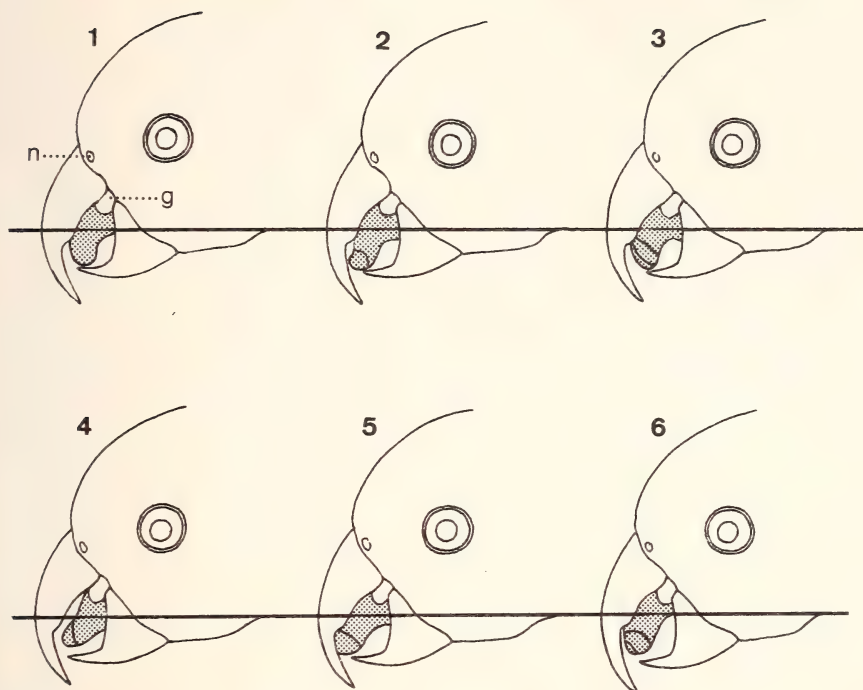


Abb. 16: Trinken der Psittacinae (*Purpureicephalus spurius*). 1–6: fortlaufende Numerierung der Einzelbilder, aufgenommen mit einer Filmgeschwindigkeit von 64 Bildern/sec. Punktraster: Zunge; g Gaumenlappen, n Nasenloch.

Die Zunge liegt zunächst im Unterschnabel verborgen. Sie wird leicht angehoben, ohne mit dem Gaumen in Berührung zu kommen, und gleichzeitig bis zur Unterschnabelschneide, oder nur wenig darüber hinaus, nach vorne geführt (Abb. 16/1). Die Zungenspitze, die nun muldenartig vertieft ist, nähert sich dem Gaumen, wobei sie zuerst mit dem Apikalrand die Feilkerbenfläche berührt (Abb. 16/2, 17/2). Je nach Länge der Feilkerbenfläche reicht sie bis zur äußersten Oberschnabelspitze (z.B. *Poicephalus senegalus*, s. Abb. 17, oder *Cyanoramphus auriceps* mit relativ kurzer Feilkerbenfläche) oder nur bis zu ca. 2/3 der Feilkerbenflächenlänge (z.B. *Ara severa* oder *Purpureicephalus spurius*, s. Abb. 16, mit relativ langer Feilkerbenfläche). Die Zunge wird darauf sukzessive von vorn nach hinten dem Gaumen angenähert. Wenn die hintere Zungenpartie dem Gaumen angelegt ist, löst sich bereits die Zungenspitze vom Gaumen, indem sie nach ventral abgebogen wird (Abb. 16/3, 17/3). Anschließend wird die ganze Zunge vom Gaumen abgehoben und zurückgezogen (Abb. 17/4). Dabei wird je

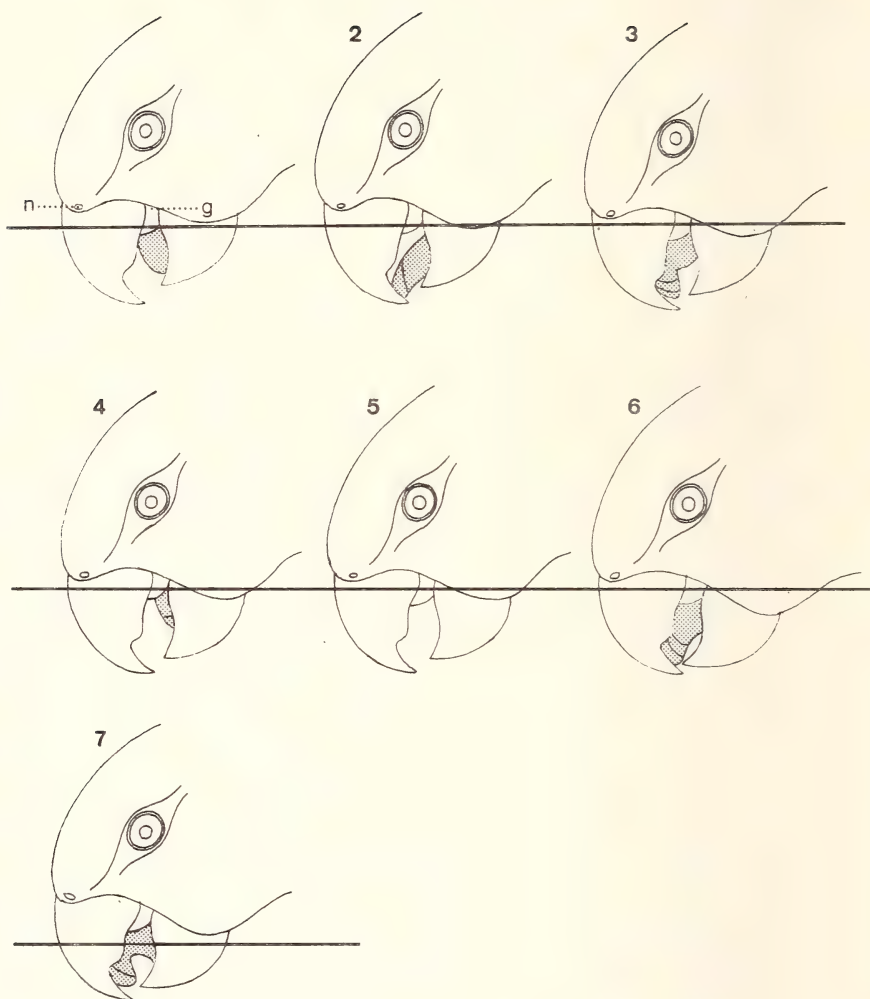


Abb. 17: Trinken der Psittacinae (*Poicephalus senegalus*). 1—7: fortlaufende Numerierung der Einzelbilder, aufgenommen mit einer Filmgeschwindigkeit von 64 Bildern/sec. Punktraster: Zunge; g Gaumenlappen, n Nasenloch.

nach Eintauchtiefe des Schnabels die Zungenspitze aus der Flüssigkeit herausgezogen oder nicht. Die Dauer einer einzelnen Zungenbewegung ist bei den verschiedenen Arten der Psittacinae ziemlich konstant: rund $3/64$ sec (= 0,05 sec) (vergl. Tab. 16). Die Anzahl der Zungenbewegungen pro Trinkphase, und damit die Trinkphasendauer, variiert jedoch stark. Während des Trinkens wird der Ober- und Unterschnabel kaum bewegt, dennoch konnten ab und zu Schnabelbewegungen festgestellt werden, die wahrscheinlich zur Regulation des Abstandes zwischen Gaumen und Zungenrücken dienen.

Beim Kopfheben bleibt der Schnabel zunächst geöffnet. Die Zunge kann dabei entweder so stark zurückgezogen sein, daß sie von außen nicht mehr zu sehen ist, oder ihre Spitze ist an den Gaumen gelegt, so daß es den Anschein erweckt, als würde Flüssigkeit wie bei einer Pinzette zwischen Gaumen und Zunge festgehalten. In den meisten Fällen wird der Kopf in der Weise gehoben, daß der Schnabel schräg nach unten gerichtet ist. Einzelne Individuen, z.B. von *Melopsittacus*, *Lathamus*, *Eclectus*, *Agapornis*, *Forpus*, *Brotogeris*, *Cyanoliseus*, *Ara chloroptera*, hoben manchmal den Schnabel in einem Schwung aus dem Wasser, bis sie den Kopf in die Horizontale gebracht hatten. Bei je einem Individuum von *Forpus* und *Purpureicephalus* konnte beobachtet werden, wie es, nach kurzem Innehalten in der Horizontallage, den Kopf weit in den Nacken zurückbog.

4.3.2.2. Funktionelle Interpretation

Die Psittacinae trinken hauptsächlich mit Hilfe der Zunge und des Oberschnabels. Dabei wird mit der muldenförmigen Zungenspitze eine gewisse Flüssigkeitsmenge aufgeschöpft, die dann durch Anpressen der Zunge an den Gaumen geschluckt wird. Anschließend wird die ganze Zunge vom Gaumen abgehoben, um gegebenenfalls die Schöpfbewegung von neuem auszuführen.

Die Beschreibungen des Trinkaktes bei *Agapornis* spp. (Dilger 1960), *Melopsittacus* (Brockway 1964), *Pionites melanocephala* (Smith 1971) und *Poicephalus* spp. (Holyoak & Holyoak 1972) basieren auf Direktbeobachtungen und sind — wegen des außerordentlich schnellen Bewegungsablaufes — nicht präzise gefaßt. Die Zungenbewegung wird von Dilger, Brockway und Smith als „piston-like“ bezeichnet. Hingegen stimmen die verschiedenen Angaben über das Kopfheben, das wesentlich langsamer vor sich geht, mit meinen Beobachtungen überein. Nach Dilger wird nach dem Trinken der Kopf zum Teil schräg nach oben gehalten, zum Teil aber auch nicht. Smith betont, daß *Pionites* den Kopf zum Schlucken nicht aufrichtet. Holyoak & Holyoak erwähnen ebenfalls, daß *Poicephalus* spp. nach dem Trinken den Kopf nicht zurückwerfen. Die Psittacinae können also grundsätzlich Flüssigkeit aufnehmen und schlucken, ohne den Kopf aufzurichten, gelegentlich aber heben sie nach dem Trinken den Kopf auf ähnliche Weise, wie dies beim „Trinken auf Hühnerart“ (Schönholzer 1959) typisch ist. Eine ausgesprochene Schöpfbewegung mit dem Unterschnabel, wie bei den Cacatuinae, konnte jedoch in keinem Fall festgestellt werden. Doch ist es möglich, daß beim Heben des Kopfes Flüssigkeit im Schnabel zurückbleibt, und daß auf diese Weise zusätzlich Wasser aufgenommen werden kann.

4.3.3. Morphologie der Psittacinae (allgemein)

Die altweltlichen und australischen Psittacinae lassen sich in drei Tribus (Platycercini, Psittaculini, Psittacini) unterteilen, die aber durch mehrere gemeinsame Merkmale miteinander verbunden und gegenüber den anderen Unterfamilien abgegrenzt werden (s. 5.4.3.).

Die Feilkerben sind deutlich ausgeprägt, stufenförmig und zeigen einen geradlinigen, meist nicht unterbrochenen Verlauf. Der Quervorsprung ist stufig und reicht caudal des Zahnausschnitts fast bis an den Rand des Oberschnabels. Er wird von fingerförmigen Papillen des lebenden Gewebes unterlagert. Die mäßig gewölbte Gaumenplatte (Abb. 19 B, 24 B) zeigt eine glatte Hornoberfläche und ist mit einem charakteristischen Gaumenleistenmuster versehen, bei dem die sog. caudale Gaumenleiste stets vorhanden ist. Am Unterschnabel ist die Kinnhöhle ausgebildet und die Gonys gebogen. Die Unterschnabelschneide ist scharf, und die Schnabelpapillen münden lingual der Schneidenkante. Die Zunge ist an der Spitze eher etwas breiter als an den Zungenflügeln. Die Zungenspitze zeigt eine charakteristische Gestalt mit einem Oberflächenrelief aus deutlichen Radiärrinnen, die gegen den Zungenflügelwinkel hin konvergieren. Sie kann je nach physiologischem Zustand muldenförmig vertieft oder flach sein. Der Unterkieferdrüsenkörper ist durch eine tiefe Rinne vom Zungenkörper getrennt und füllt den Raum zwischen Zungenkörper und Mundhöhlenwand aus. Die Larynxplatte ist ziemlich flach.

4.3.4. Morphologie der Platycercini

4.3.4.1. Oberschnabel und Gaumen

(Abb. 2 C, 18, 19, 20; Tab. 4)

Das Horn der S c h n a b e l a u ß e n s e i t e ist meistens glatt und zeigt normalerweise keine Abschlüferungen. Am Oberschnabelrand kann ein Zahn und Zahnausschnitt ausgebildet sein, seine Ausprägung unterliegt aber z.T. individuellen Variationen. In der Seitenansicht wird der Quervorsprung vom Oberschnabelrand verdeckt (Abb. 18).

A n d e r F e i l k e r b e n f l ä c h e reichen die deutlichen, stufigen Feilkerben bis weit zur Spitze. Apikal können sie in unregelmäßige Aufrauhungen übergehen. Bei den breitschnäbligen Formen sind die Feilkerben je nach Individuum mehr oder weniger ausgeprägt gewinkelt (Abb. 19 A), bei den schmalschnäbligen Formen (*Purpureicephalus*, *Lathamus*) sind sie meist stärker gewinkelt (Abb. 19 C), bei *Neopsephotus* und *Melopsittacus* hingegen verlaufen sie quer (Abb. 20).

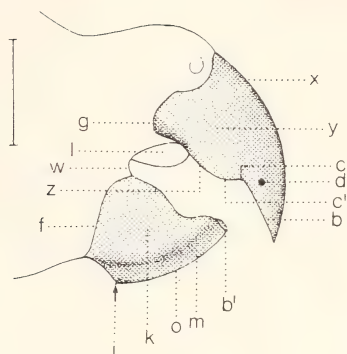


Abb. 18: *Platyercus elegans*, Oberschnabel und Unterschnabel, Seitenansicht. b Feilkerbenfläche, b' Untersnabelschneide, c Zahnausschnitt, c' Zahn, d Quervorsprung, f Unterschnabelwurzel, g Oberschnabelwurzel, i Dillenwinkel, k Seitenfläche des Untersnabels, l Gaumenlappen, m Frontalfläche, o Gonys, w Schnabelwinkel, x Culmen, y Obersnabelaußenseite, z Obersnabelseitenrand. Maßeinheit: 10 mm.

Der durchschnittliche Abstand zwischen den Feilkerben ist abhängig von der Schnabelgröße. Bei *Melopsittacus* wird diese Regel durchbrochen, indem hier, trotz der geringen Schnabelgröße, die Abstände am größten sind. Auch sind bei ihm die Feilkerben noch deutlicher ausgeprägt als bei den übrigen *Platyercini*. Die caudalste Feilkerbe vor dem Quervorsprung geht seitlich in zwei schräg apikal weisende Schenkel über, die eine ebenso hohe Stufe wie diejenige des Quervorsprungs bilden (Abb. 20 A).

Das lebende Gewebe unterlagert die Feilkerben mit Leisten. Bei *Melopsittacus* sind keine Leisten ausgebildet, hingegen senken sich 4 bis 6 Schnabelpapillen, die größtmäßig den Randpapillen entsprechen, in das Horn; ihre Mündungen werden auf der Hornoberfläche nicht sichtbar (Abb. 2 C).

Der Quervorsprung bildet eine ausgesprägte Stufe, die in einem breiten Bogen verläuft. Meist reicht er auf der Höhe des Zahns oder, wenn dieser fehlt, an entsprechender Stelle bis an den Schnabelrand. Der Quervorsprung von *Melopsittacus* verläuft median quer und geht seitlich, parallel zur caudalsten Feilkerbe, ebenfalls in zwei schräg apikal weisende Schenkel über (Abb. 20 A). Deshalb sind am Oberschnabelrand von *Melopsittacus* meist zwei Zähne ausgebildet.

Das lebende Gewebe unterlagert den Quervorsprung mit einer Reihe fingerförmiger Papillen (Abb. 2 C).

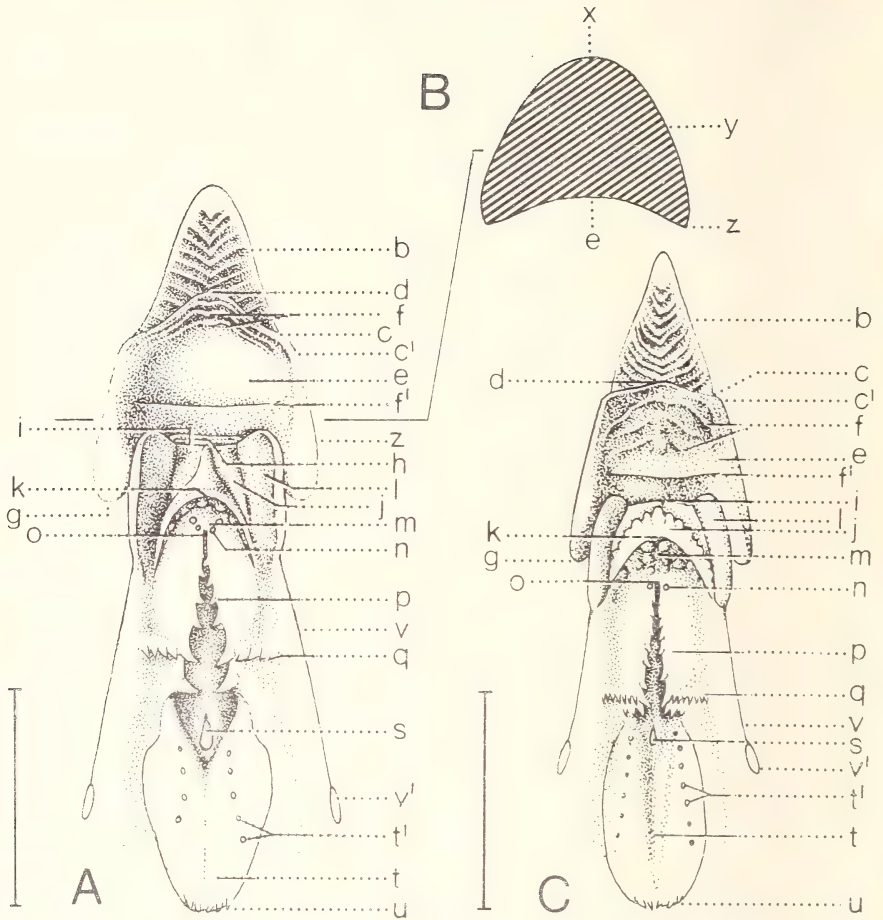


Abb. 19: A—B *Platycercus elegans*, A Gaumen, B Querschnitt durch Oberschnabel; C *Lathamus discolor*, Gaumen. b Feilkerben, c Zahnausschnitt, c' Zahn, d Quervorsprung, e Gaumenplatte, f apikale Gaumenleisten, f' caudale Gaumenleiste, g Rhamphothekenwurzel, h Verbindungshaut, i Limen, j unpaarer Gaumen, k Querfalte, l Gaumenlappen, m unpaarer Abschnitt der Choanenregion, n ventrale Mündungen der Choanendrüse, o Choanenwinkel, p Choanenfalte mit Randpapillen, q Gaumenpapillen, s Infundibularspalte, t Gaumendrüse, t' Mündungen der Gaumendrüse, u Rachenpapillen, v ventraler Rand des Os palatinum, v' aboraler Fortsatz des Os palatinum, x Culmen, y Schnabelaußenseite, z Schnabelseitenrand. Maßeinheit: 10 mm.

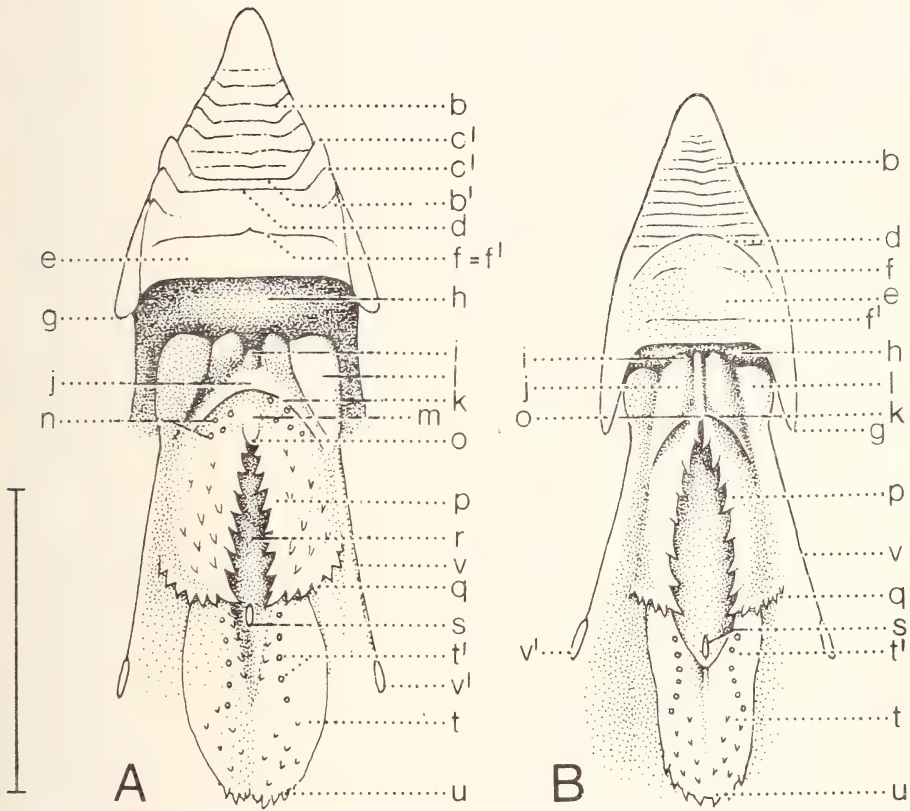


Abb. 20: A *Melopsittacus undulatus*, Gaumen; B *Neopsephotus bourkii*, Gaumen. b Feilkerben, b' caudalste Feilkerbe, c' Zahn, d Quervorsprung, e Gaumenplatte, f apikale Gaumenleiste, f' caudale Gaumenleiste, g Rhamphothekenwurzel, h Verbindungshaut, i Limen, j unpaarer Gaumen, k Querfalte, l Gaumenlappen, m unpaarer Abschnitt der Choanenregion, n ventrale Mündungen der Choanendrüse, o Choanenwinkel, p Choanenfalten mit Randpapillen, q Gaumenpapillen, r Choanenspalte, bzw. Orbitalmulde, s Infundibularspalte, t Gaumendrüse, t' Mündungen der Gaumendrüse, u Rachenpapillen, v ventraler Rand des Os palatinum, v' aboraler Fortsatz des Os palatinum. Maßeinheit: 10 mm.

Die *G a u m e n p l a t t e* wird von Leisten modelliert, unter denen man eine caudale Gaumenleiste und eine bis mehrere apikale Gaumenleisten unterscheiden kann. Die caudale Gaumenleiste verläuft quer im caudalen Drittel oder Viertel, sehr selten im caudalen Fünftel der Gaumenplatte. Sie ist oft undeutlicher ausgebildet als die apikalen Gaumenleisten, die auf der Gaumenplatte bestimmte Muster bilden. *Neopsephotus* zeigt 1 apikale Gaumenleiste (Abb. 20 B), *Neophema* deren 2 bis 3, *Lathamus* 3 (Abb. 19 C), *Psephotus* 3, seltener 4 bis 5, und *Purpleicephalus* 6 bis 8. Bei diesen Gattungen sind die apikalen Gaumenleisten zwischen Quervorsprung und caudaler Gaumenleiste verteilt. Apikal sind sie meist bogenförmig, aber vor allem weiter caudal sind sie median unterbrochen und bilden symmetrische Leisten, die schräg von medio-apikal nach latero-caudal verlaufen. Bei *Platycercus* (Abb. 19 A) und *Barnardius* hingegen sind meist 3, aber auch bis zu 5 bogenförmige apikale Gaumenleisten dicht hinter dem Quervorsprung konzentriert, wobei wiederum die hinteren median unterbrochen sein können. Bei *Cyanoramphus* sind nur 2, höchstens 3 solcher Gaumenleisten ausgebildet, und bei *Eunymphicus* sind 1 bis 2 schwächer ausgesprägte Gaumenleisten erkennbar. *Prosopeia* zeigt nur andeutungsweise eine Gaumenleiste in der Nähe des Quervorsprungs, caudal von ihr ist zusätzlich ein kurzer, medianer Längswulst ausgebildet. Die Gaumenplatte von *Melopsittacus* hingegen ist wiederum in spezifischer Weise ausgebildet; sie trägt auf halber Länge nur eine einzige, stufige, querverlaufende Gaumenleiste (Abb. 20 A). (Vergl. auch Abb. 35.)

Die *V e r b i n d u n g s h a u t* zeigt innerhalb der Platycercini sehr unterschiedliche Ausbildungsformen. Bei *Melopsittacus* ist sie in auffallender Weise entwickelt (Abb. 20 A). Sie verbindet nicht nur den Caudalrand der Gaumenplatte mit dem Limen, sondern reicht caudolateral sogar zwischen Schnabelwurzel und Gaumenlappen. Bei gesenktem Oberschnabel ist sie stark zusammengefasst und wird ventral völlig vom Limen verdeckt, bei angehobenem Oberschnabel wird sie aber gedehnt und etwas nach apikal gezogen. Sie kann dann so lang wie die Gaumenplatte werden und bildet eine sehr hohe Stufe zwischen Gaumenplatte und unpaarem Gaumen. Bei *Neopsephotus* ist die Verbindungshaut bedeutend kürzer (Abb. 20 B), so daß bei angehobenem Schnabel eine Stufe entsteht, die etwa so groß wie bei den Loriinae ist. Innerhalb der Gattung *Neophema* ist die Verbindungshaut unterschiedlich ausgebildet. Bei *N. chrysostoma* und *N. elegans* ist sie nur zwischen Limen und Gaumenplatte gespannt, bildet aber noch eine sehr niedrige Stufe aus. Bei *N. pulchella* und *N. splendida* besteht die Verbindungshaut, wie bei den übrigen Platycercini, nur aus einem sehr kurzen, flach gespannten Häutchen ohne Stufenbildung.

Das *L i m e n* ist bei den größeren Arten eine flache, unscheinbare Falte, die sich beim Oberschnabelheben dehnt. Bei *Melopsittacus* besteht es aus 2 seitlichen, weit nach apikal vorragenden Papillen und einer sehr kleinen, nach caudal versetzten medianen Papille (Abb. 20 A). Bei *Neopsephotus* sind von den 3 Papillen die seitlichen etwas breiter als die mediane (Abb. 20 B). Das Limen von *Neophema* ist mit ungefähr 5 regelmäßigen, ebenfalls apikal weisenden Papillen besetzt. Bei *Lathamus* besteht das Limen aus einer tiefen, Papillenandeutungen aufweisenden Hautfalte, die sich beim Heben des Oberschnabels entfaltet und eine Stufe zwischen Gaumenplatte und unpaarem Gaumen bildet (Abb. 19 C).

Der unpaare Gaumen ist apikal stets schmaler als caudal. Meist ist ein medianer Längswulst ausgebildet, der sich nach hinten Pfeilspitzenförmig verbreitert (Abb. 19 A). Bei *Psephotus* und *Neophema* ist dieser Längswulst häufig weniger deutlich. Innerhalb der Gattung *Psephotus* ist die Länge des unpaaren Gaumens nicht konstant; so ist er bei *Psephotus haematonotus* etwas kürzer als bei den übrigen *Psephotus* spp. Bei *Neopsephotus* ist er länger als bei *Neophema* und mit einem deutlichen Längswulst versehen (Abb. 20 B), bei *Melopsittacus* hingegen ist er stark verkürzt, ein medianer Längswulst ist aber oft zu erkennen (Abb. 20 A). Der unpaare Gaumen von *Lathamus* hingegen ist in spezifischer Weise ausgebildet und ragt gegenüber der Gaumenplatte nach ventral vor. Diese Lage wird zum Teil durch das entfaltbare Limen hervorgerufen. Andererseits trägt der unpaare Gaumen einen bogenförmigen, nach apikal umgelegten Hautwulst, der mit kleinen Papillen besetzt ist und median bis an das Limen reicht, was die nach ventral vorragende Lage des unpaaren Gaumens noch verstärkt (Abb. 19 C).

Die Gaumenlappen sind für die meisten Platycercini in charakteristischer Weise ausgebildet; sie sind außerordentlich lang, groß und ragen apikal meist über das Limen hinaus. Sowohl auf der Innenseite wie auch auf der Außenseite zeigen sie eine metallisch schimmernde Oberflächenbedeckung. Am lebenden Vogel sind sie schon von außen deutlich sichtbar (Abb. 18). Nur bei *Neopsephotus* und *Melopsittacus* sind sie viel kleiner und eher dreieckig (Abb. 20).

Die Querfalte ist deutlich ausgebildet und bogenförmig, aber nicht entfaltbar; einzig bei *Lathamus* ist eine tiefere Falte entwickelt.

Die Choanenregion ist gegenüber dem unpaaren Gaumen etwas nach dorsal versetzt. Eine Reihe flacher, stumpfer Papillen schmiegen sich dicht an die Querfalte (Abb. 19 A). Der unpaare Abschnitt ist meistens kurz; von den kleineren zu den größeren Arten ist eine Tendenz zur Verlängerung festzustellen (Tab. 5, Abb. 37). Als Ausnahme ist er sowohl bei *Melopsittacus* bedeutend länger, indem das Verhältnis zum unpaaren Abschnitt $1/4$ bis $1/3$ beträgt, als auch bei *Lathamus*, wo dieses Verhältnis ungefähr $1/2$ ausmacht. Bei *Lathamus* ist der unpaare Abschnitt wegen des nach ventral vorragenden unpaaren Gaumens schräg nach hinten-oben gerichtet. Falls vorhanden, liegen die ventralen paarigen Mündungen der Choanendrüsen in sehr kurzen, seichten Rinnen, die vom Choanenvinkel schräg nach lateral weisen. Bei den größeren Arten sind 1 bis 2 Paar Mündungen vorhanden (Abb. 19 A), bei *Psephotus* und *Lathamus* (Abb. 19 B) stets nur 1 Paar. *Neophema* und *Neopsephotus* (Abb. 20 B) zeigen keine ventralen Mündungen. Bei *Melopsittacus* sind 3 bis 6 Paar Mündungen zu erkennen, die aber auf dem relativ langen, unpaaren Abschnitt der Choanenregion nicht in Rinnen angeordnet sind (Abb. 20 A).

Die Choanenfalten liegen apikal meist nah aneinander, ihre Rand- und Gaumenpapillen sind bei *Melopsittacus* stärker ausgeprägt als bei den übrigen Platycercini.

Tabelle 4: Platycercini: Merkmale am Gaumen zur Diagnostizierung der Gattungen

	<i>Prosopeia</i>	<i>Eunymphicus</i>	<i>Cyanoramphus</i>	<i>Barnardius Platycercus</i> (Abb. 18, 19 A, B)	<i>Purpureicephalus</i>	<i>Psephotus</i>	<i>Lathamus</i> (Abb. 19 C)	<i>Neophema</i>	<i>Neopsephotus</i> (Abb. 20 B)	<i>Melopsittacus</i> (Abb. 20 A)	
Ober-schnabel-zahn	+	+	+	+	+	+	+	—	—	+	
Feilkerben	gewinkelt				stärker gewinkelt	gewinkelt	stärker gewinkelt	gewinkelt	querverlaufend		
Abstand, ca. in mm	0,4	0,3—0,4		0,4—0,5	0,4	0,3		0,5			
apikale Gaumen-leisten	konzentriert in Nähe des Quervorsprungs				verteilt zwischen Quervorsprung und caudaler Gaumenleiste						
	1—2		2, evtl. 3	3, evtl. 4—5	6—8	3, evtl. 4—5	sehr kurz, straff gespannt, keine Stufenbildung	keine od. schwache Stufen-bildung	1	extreme Stufen-bildung	
	stark reduz.	reduz.									
Verbin-dungshaut	nicht erkennbar	sehr kurz, straff gespannt, keine Stufenbildung		nicht erkennbar	sehr kurz, straff gespannt, keine Stufenbildung	tiefe Falte, ohne Papillen	meist 5 Papillen	3 Papillen	3 unregel-mäßige Papillen		
Limen	schwache Faltenbildung, ohne Papillen										
Relief des unpaaren Gaumens	medianer Längswulst, caudal verbreitert				bogen-förmiger Hautkamm	wie <i>Psephotus</i>	relativ kurz	länger als <i>Neophema</i>	spezifisch		
Gaumen-lappen	sehr groß, lang, apikal über das Limen reichend										
Choanen-region: unpaarer paariger Abschnitt	1:4 bis 1:9		1:8 bis 1:14		1:2		1:9 bis 1:25		1:3 bis 1:4		
ventrale, paarige Mündungen der Choa-nendrüsen	1 bis 2				keine				3 bis 6		

Die Gaumendrüsensform ist sehr variabel. Die Mündungen sind in paarigen, eher lateral liegenden, längsverlaufenden Reihen angeordnet, bei *Melopsittacus* hingegen oft in Doppelreihen. Der Übergang zum Oesophagus ist ziemlich flach, und die Rachenpapillen stehen in einer lockeren Reihe.

4.3.4.2. Unterschnabel

(Abb. 18; Tab. 5)

Der Unterschnabel ist im allgemeinen kurz und hoch mit einer deutlich nach oben gebogenen Gonys. Die Frontalfläche ist bei den eher kleinschnäbligen Arten (*Melopsittacus*, *Neopsephotus*, *Neophema*, *Lathamus*, *Cyanoramphus auriceps*) zur Seitenfläche hin abgerundet; bei den größeren Arten sind Frontal- und Seitenflächen fast rechtwinklig gegeneinander abgebogen, auch ist hier die Frontalfläche median und lateral mit flachen Längswülsten modelliert. Eine Kinnhöhle ist stets deutlich ausgebildet. Der Dillenwinkel schneidet die Unterschnabelwurzel verschieden tief aus, wobei dieser Ausschnitt bei *Barnardius*, *Neopsephotus* und *Melopsittacus* besonders gering ausgeprägt ist. Diese Arten zeigen auf der Unterkiefersymphyse auch einen etwa doppelt so langen rhamphothekenfreien Abschnitt wie die anderen Platycercini, bei denen er durchschnittlich $1/5$ bis $1/8$ der Unterschnabellänge beträgt.

Die Unterschnabelschneide ist scharf und nach ventral etwas ausgeschnitten, nur bei *Melopsittacus* ist sie gerade abgestutzt. Von den Seitenrändern ist sie durch einen Ausschnitt abgegrenzt, der mit zunehmender Schnabelgröße deutlicher wird. Die Schnabelpapillen münden mit rundlichem bis längsovalen Querschnitt auf der lingualen Seite der Unterschnabelschneide und in deutlichem Abstand von der Schneidenkante.

4.3.4.3. Zunge

(Abb. 15D, 21, 22, 23; Tab. 6, 7)

Die Zunge ist wie bei allen Psittacinae an der Spitze etwas verbreitert. Auf der Zungenunterseite sind Schleimhautfalten ausgebildet, die große, konische Papillen tragen. Die erste Falte hinter der Nagelwurzel und ihre Papillen sind besonders groß, die nächstfolgenden Falten und Papillen werden nach hinten immer kleiner und undeutlicher (Abb. 23B). Bei den kleinen Arten können die Papillen in seltenen Fällen undeutlich ausgeprägt sein. *Melopsittacus* weist hinter der Nagelwurzel eine große Falte auf, Papillen fehlen jedoch auf der ganzen Schleimhaut. Bei *Lathamus* hingegen sind bloß in der Nähe der Zungenwurzel stumpfe Papillen ausgebildet, während weiter apikal die Schleimhaut nur quergefaltet ist (Abb. 23A). Der M.genioglossus ist breit, ziemlich flach und tritt nicht

unter der Schleimhaut hervor. Die Mündungen der Unterzungendrüsen liegen gegenüber den Mündungen der paarigen Zungendrüsen, d.h. ungefähr auf halber Strecke zwischen Zungen- und Nagelwurzel. Der Drüsenkörper reicht caudal meist bis zur Hälfte der Larynxspalte, bei *Purpureicephalus* hingegen nur bis zum Anfang der Larynxspalte, da er wegen der langen Zunge etwas nach apikal verschoben ist. Auch bei *Melopsittacus* reicht der Drüsenkörper nur bis zum Anfang der Larynxspalte, doch ist hier die Unterzungendrüse sehr klein und wird oft übersehen (vergl. Feder 1969). Bei *Lathamus* mündet die Unterzungendrüse ungefähr gegenüber der Mitte des Zungengrundes, d.h. im unteren Drittel zwischen Zungen- und Nagelwurzel, da seine Zunge etwas verlängert ist. Der sehr große Drüsenkörper reicht bis gegenüber dem Ende der Larynxspalte.

Auf der Unterseite der Zungenspitze befindet sich apikal vom Nagel ein Schleimhautrand, dessen Länge meist ungefähr ein Drittel bis die Hälfte der Nagellänge ausmacht (Abb. 23); bei *Eunymphicus*, *Prosopiea* und *Lathamus* reicht der Nagel weiter apikal (Tab. 7). Der Nagel greift bei allen Arten seitlich etwas auf die Oberseite der Zungenspitze über.

Die Oberseite der Zungenspitze zeigt das für die Psittacinae typische Oberflächenrelief: 7 bis ca. 13 deutliche Radiärrinnen strahlen zum Zungenrand aus und sind nach caudal meist bis auf die Höhe der Nagelwurzel zu erkennen. An den Seiten der Zungenspitze entstehen lippenartige Wülste. Sie sind nach medial von deutlichen Rinnen begrenzt, die nach caudal in der Nähe des Zungenflügelwinkels konvergieren (Abb. 21A). Bei *Melopsittacus* ist diese Strukturierung etwas modifiziert, indem die Radiärrinnen dichter angeordnet und bis zum Zungenrücken deutlich ausgeprägt sind (Abb. 21B). Die Zungenspitze von *Lathamus* trägt einen dichten Papillenbesatz (Abb. 22, 15D). In der caudalen Hälfte ist ein sehr flacher Längswulst ausgebildet, der von einer deutlichen Medianrinne durchzogen wird. Dieser Wulst ist mit Papillenandeutungen bedeckt und nur undeutlich abgrenzbar, da die Papillen nach der Seite und nach apikal zusehends länger werden. Diese ca. 0,5 mm langen Papillen (gemessen an den längsten, lateralen Papillen) bilden eine Bürste und sind, im Gegensatz zu denjenigen der Loriinae, nicht hufeisenartig, sondern eher in dichten Radiärreihen angeordnet. In ausbreitetem Zustand ist die Zungenspitze muldenförmig.

Die Zungenspitze der Platycercini (und der Psittacinae überhaupt) ist meist flach, wenn man lebende Tiere untersucht. Verschiedene Beobachtungen weisen jedoch darauf hin, daß sie beim Aufnehmen von Nahrungsstücken, beim Verschlucken von zerkauten Nahrungsteilchen und beim Trinken muldenartig vertieft sein kann. Außerdem ist an fixiertem Material die Zungenspitze in der Regel muldenförmig, und demnach kann sie offensichtlich je nach Tätigkeit die notwendige Form annehmen.

Die paarigen Zungendrüsen münden auf der Höhe des Zungenflügelwinkels oder wenig apikal davon. Die Mündungen liegen meist seitlich am Zungenrücken (Abb. 21A), außer bei *Psephotus*, bei dem sie mehr medial liegen, und *Melopsittacus* (Abb. 21B), bei dem sie sich in der Nähe des Zungenflügelwinkels

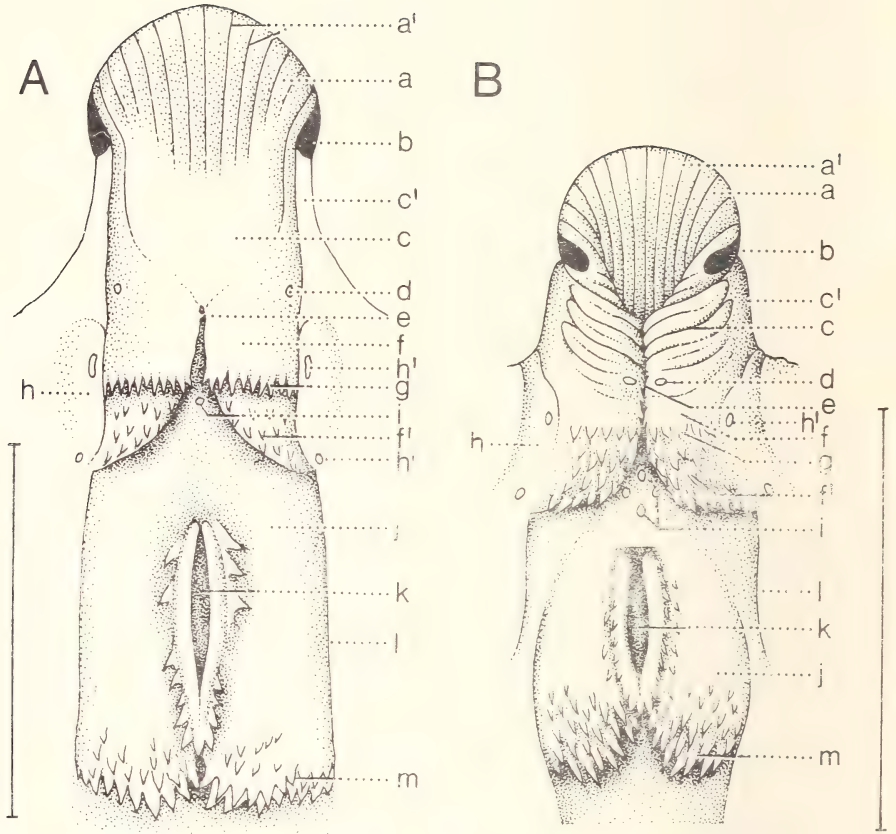


Abb. 21: A *Barnardius zonarius zonarius*, Zunge; B *Melopsittacus undulatus*, Zunge. a Zungenspitze, a' Radiärrinnen, b Nagel, c Zungenrücken, c' Zungenseite, d Mündung der paarigen Zungendrüse, e Zungenflügelwinkel, f apikaler Abschnitt, f' caudaler Abschnitt der Zungenflügel, g Zungenpapillen, h Unterkieferdrüse, h' Mündungen der Unterkieferdrüse, i Mündungen der unpaaren Zungendrüse, j Larynxplatte, k Larynxspalte, l larynxflankierende Hautfalte, m Larynxpapillenreihe. Maßeinheit: 10 mm.

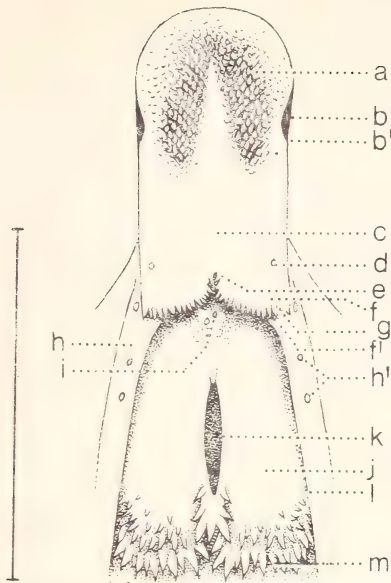


Abb. 22: *Lathamus discolor*, Zunge. a Zungenspitze mit Papillen, b Nagel, b' Nagelwurzel, c Zungenrücken, d Mündung der paarigen Zungendrüse, e Zungenflügelwinkel, f apikaler Abschnitt, f' caudaler Abschnitt der Zungenflügel, g Zungenpapillen, h Unterkieferdrüse, h' Mündungen der Unterkieferdrüse, i Mündung der unpaaren Zungendrüse, j Larynxplatte, k Larynxspalte, l larynxflankierende Hautfalte, m Larynxpapillen. Maßeinheit: 10 mm.

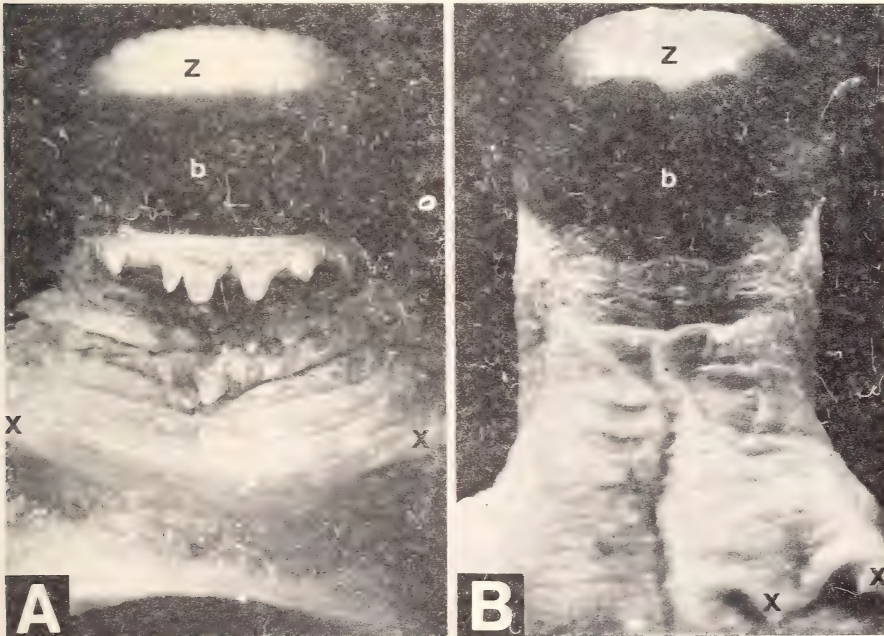


Abb. 23: Zungenunterseiten, A *Psephotus haematonotus*, Vergr. 9,6x; B *Lathamus discolor*, Vergr. 9,5x. b Nagel, z Schleimhautrand, x Zungenwurzel.

befinden. Spezifischerweise sind die paarigen Zungendrüsen von *Neophema* und *Neopsephotus* nicht ausgebildet (Tab. 7).

An den Zungenflügeln sind der apikale und der caudale Abschnitt ungefähr gleich lang. Die Zungenpapillenreihen sind deutlich. Bei *Cyanoramphus*, *Eunymphicus* und *Prosopeia* sind am apikalen Abschnitt der Zungenflügel oft einzelne Papillen angedeutet. Der caudale Abschnitt setzt am medianen Rand des apikalen Abschnitts an und ist besonders bei den größeren Arten und wiederum bei *Melopsittacus* mit Papillen besetzt (Abb. 21). Der caudale Abschnitt reicht nach hinten höchstens bis zum Anfang der Larynxspalte; er biegt seitlich ab und ist gegenüber dem Wulst der Unterkieferdrüse deutlich abgesetzt. Bei *Lathamus* ist der caudale Abschnitt fast völlig zurückgebildet und geht ohne Absatz in den Wulst der Unterkieferdrüse über (Abb. 22).

Der Unterkieferdrüsenkörper wird vom Zungenkörper durch eine tiefe Rinne deutlich abgetrennt (Abb. 21A). Bei *Melopsittacus* hingegen ist er nur apikal durch eine seichte Rinne vom Zungenkörper abgesetzt, caudal ver-

Tabelle 6: Platycercini: Anzahl Drüsenmündungen der unpaaren Zungendrüse und der Unterkieferdrüse.

Für jede Art oder Gattung ist die Anzahl Beobachtungen angegeben.

Drüse	unpaare Zungendrüse					Unterkieferdrüsen				
Anzahl Mündungen	1	2	3	4	5	2	3	4	5	6
<i>Prosopeia tabuensis</i>		1	1		1		1	3		2
Hybriden:										
<i>Prosopeia personata</i> x										
<i>Prosopeia tabuensis</i>	2						2		2	
<i>Eunymphicus</i>	3						3	3		
<i>Cyanoramphus</i>	3						3	3		
<i>Platycercus</i>	11						19	3		
<i>Barnardius</i>	4						7	1		
<i>Purpureicephalus</i>		2						2		
<i>Psephotus</i>	7						13	1		
<i>Lathamus</i>	1	1						4		
<i>Neophema</i>	8						16			
<i>Neopsephotus</i>	2						2			
<i>Melopsittacus</i>	2	1	1	1			10			

schmilzt er mit den Zungenflügeln (Abb. 21B). Bei *Lathamus* ist der Drüsenkörper sehr flach und dem Zungenkörper eng angeschmiegt (Abb. 22). Meist reicht der Drüsenkörper apikal bis zu den Mündungen der paarigen Zungendrüse und caudal ungefähr bis zur halben Larynxspaltenlänge und weist 2, bei *Barnardius*, *Platyercus* und *Cyanoramphus* seltener auch 3 Mündungen auf. Bei *Eunymphicus* und *Prosopeia* ist der Drüsenkörper oft länger und zeigt 3 bis 4 Mündungen, die sich bei *Prosopeia* sogar auf 4 bis 5 erhöhen können. Bei *Purpureicephalus* und *Lathamus* hingegen reicht er stets bis zum Ende der Larynxspalte, hat aber nur 3 Mündungen. *Melopsittacus* besitzt einen ausgesprochen kurzen Drüsenkörper, der nur bis zum Anfang oder ersten Drittel der Larynxspalte reicht und 2 Mündungen besitzt. (vergl. Tab. 7). Nach caudal zieht vom Drüsenkörper eine kurze Hautfalte nach hinten, die den Larynx ungefähr bis zur Hälfte flankiert.

Die eher flache u n p a a r e Z u n g e n d r ü s e weist meistens eine einzige Mündung auf. Bei *Prosopeia tabuensis* sind die Mündungen bis zu 5 vermehrt, hingegen besitzen die Hybriden *P. personata* X *P. tabuensis* nur eine Mündung. *Purpureicephalus* hat 2 hintereinanderliegende Mündungen. *Melopsittacus* neigt zu einer Vermehrung der Mündungen bis auf 4 (Tab. 6).

Die L a r y n x p l a t t e ist auffallend flach. Am caudalen Rand sind mehrere Reihen dicht angeordneter Larynxpapillen ausgebildet; der Übergang zum Oesophagus hingegen ist fast stufenlos.

4.3.4.4. Schnabelschluß und Mundhöhle

Meist ist der Oberschnabelrand schon an der Wurzel etwas breiter als der Unterschnabelrand, so daß er diesen knapp umfaßt. Seltener passen Ober- und Unterschnabelrand in der Breite genau aufeinander. Apikal wird der Unterschnabelrand und die Unterschnabelschneide vollständig vom Oberschnabel umfaßt. Bei den größeren Arten bleibt auch bei normaler Okklusion ein Spalt zwischen Ober- und Unterschnabelrand bestehen, der aber von den Gaumenlappen größtenteils abgedeckt wird.

Der gesamte weiche Gaumen (ohne Verbindungshaut) ist ungefähr gleich lang wie Zunge und Larynx zusammen. In Ruhestellung liegt der Zungenflügelwinkel gegenüber dem Anfang der Choanenregion, und die Rachenpapillenreihe ist gegenüber der Larynxpapillenreihe weit nach caudal versetzt.

4.3.4.5. Diskussion

Innerhalb der Platycercini sind verschiedene Nahrungsspezialisten entstanden; die meisten Strukturen des Schnabel-Zungen-Komplexes zeigen deshalb mehrere Ausbildungsvarianten. Um zu belegen, daß die Platycercini dennoch eine zusammenhängende Gruppe bilden, muß versucht werden, die Bedeutung jedes Einzelmerkmals und seine Stellung als Glied einer Entwicklungsreihe zu erfassen (s. 5.4.).

Tabelle 7: Platycercini: Merkmale an der Zunge zur Diagnostizierung der Gattungen

	<i>Proso- peta</i>	<i>Eunym- phicus</i>	<i>Cyano- ramphus</i>	<i>Barnardius platycercus</i> (Abb. 21 A)	<i>Purpurei- cephalus</i>	<i>Psephotus</i> (Abb. 23 A)	<i>Lathamus</i> (Abb. 23 B)	<i>Neo- phema</i>	<i>Neo- psephotus</i>	<i>Melo- psittacus</i> (Abb. 21 B)
Schleimhaut der Zungen- unterseite	4–6 Falten mit Papillen						stumpfe Pa- pillen in der Nähe der Zungen- wurzel	Papillen auf erster Falte; weiter caudal Papillen undeutlicher		keine Papillen
caudaler Rand der Unter- zungen- drüse bis	1/2 Larynxspalte				Anfang Larynx- spalte	1/2 Larynx- spalte	Ende Larynx- spalte	1/2, selten 1/3 Larynxspalte		Anfang Larynx- spalte
Schleim- hautrand an Zungenspit- zenuntersei- te, in Bruch- teilen der Nagellänge	1/5 bis 1/10	1/5 bis 1/6	1/2 bis 1/3				max. 1/3	1/2, selten 1/3		
Anzahl Ra- diarrinnen auf Zungen- spitze	8 bis 13						dichter Papillen- besatz	7 bis 9	10 bis 12	
Oberfläche des Zungen- rückens	mehr oder weniger glatt						mit winzi- gen Papillen bestreut	mehr oder weniger glatt	ca. 5 tiefe Querrienen	
Mündungen der paarig- en Zungen- drüsen	lateral						medial	fehlen	unmittelbar neben Zungenflügel- winkel	
caudaler Abschnitt der Zungen- flügel	mit meist sehr deutlichen Papillen	mit wenig Papillen	<i>Barnardius</i> : mit Papillen; <i>Platycercus</i> : meist ohne		mit wenig Papillen	meist ohne Papillen	stark reduziert	meist ohne Papillen	mit vielen Papillen	

Die Feilkerben der Platycercini zeigen verschiedene Verlaufsmuster. *Neopsephotus* unterscheidet sich mit den stets quengerichteten Feilkerben von den übrigen Platycercini, bei denen die Feilkerben mehr oder weniger stark gewinkelt verlaufen. Gewinkelte Feilkerben können ein seitliches Abrutschen von Samen während der Bearbeitung besser verhindern als querverlaufende. Es darf deshalb angenommen werden, daß gewinkelte Feilkerben gegenüber querverlaufenden ein abgeleitetes Merkmal darstellen. Die verschiedenen Ausprägungen der Winklung aber dürften unter anderem auch auf Unterschiede im Hornwachstum zurückzuführen sein und können bis jetzt nicht phylogenetisch interpretiert werden.

Melopsittacus weicht sowohl aufgrund der Feilkerbenfläche als auch aufgrund des Quervorsprungs von den übrigen Platycercini ab. Seine Feilkerben sind nicht nur deutlicher ausgeprägt, stehen in größerem Abstand und modellieren den Gaumen in charakteristischer Weise, sondern auch das unterlagernde, lebende Gewebe ist in spezifischer Weise ausgebildet. Der Quervorsprung hebt sich nicht wie bei den übrigen Papageien durch seine ausgeprägtere Stufenbildung von den Feilkerben ab, so daß er nur aufgrund seiner Lagebeziehung und der ihn unterlagernden Papillenreihe als solcher erkannt werden kann. Diese Strukturierung des Horngaumens bietet für die Samenbearbeitung besondere Vorteile, indem das Samenkorn von den schräg apikal weisenden Schenkeln des Quervorsprungs und der caudalen Feilkerbe am seitlichen Abgleiten gehindert wird. Durch diese Konfiguration wird derselbe Effekt erzielt wie durch die Abwinkelung der Feilkerben bei den anderen Platycercini (vergl. 5.1.1.).

Das Gaumenleistenmuster auf der Gaumenplatte scheint ein gutes Merkmal für Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Platycercini zu sein. Es können zwei Grundmuster unterschieden werden; beim einen sind die apikalen Gaumenleisten über die Gaumenplatte verteilt, beim anderen sind sie in der Nähe des Quervorsprungs konzentriert. Beim ersten Muster kann in der Reihenfolge *Neopsephotus*, *Neophema*, *Psephotus*, bzw. *Lathamus*, *Purpureicephalus* eine Vermehrung der apikalen Gaumenleisten festgestellt werden. Es stellt sich die Frage, in welcher Richtung sich die phylogenetische Entwicklung dieses Musters abspielte, d.h. ob eine Reduktion von ursprünglich zahlreichen oder eine Vermehrung von ursprünglich wenigen Gaumenleisten stattfand. Die Anzahl der Gaumenleisten steht andererseits in direktem Zusammenhang mit der Länge der Gaumenplatte. So zeigt *Purpureicephalus* die höchste Anzahl Gaumenleisten; seine lange, schmale Schnabelform ist aber unter den Platycercini ein abgeleitetes Merkmal. Daraus folgt lediglich, daß eine Vermehrung der Gaumenleisten im Verlaufe der Phylogenese stattfinden kann; eine mögliche sekundäre Reduktion bei einzelnen Formen ist aber hier nicht völlig auszuschließen. Das zweite Muster ist vom ersten ableitbar: Die Gaumenleisten sind nicht mehr über die Gaumenplatte verteilt, sondern nach apikal verlagert und hinter dem Quervorsprung konzentriert. Bei diesem Muster ist die Anzahl der Gaumenleisten nicht mit der Gaumenplattenlänge korreliert. Zieht man ferner in Betracht, daß parallel zur Anzahl auch die Ausprägung der Gaumenleisten verringert wird, so scheint es offen-

sichtlich, daß die phylogenetische Entwicklung dieses Gaumenleistenmusters im Sinne einer Reduktion in der Reihenfolge *Barnardius*, bzw. *Platycercus*, *Cyanoramphus*, *Eunymphicus*, *Prosopeia* verläuft (vergl. 5.1.1.; Abb. 35).

Die Gaumenplatte von *Melopsittacus* weicht stark von derjenigen der anderen Platycercini ab, indem sie nur eine einzige Gaumenleiste trägt, von der nicht zu entscheiden ist, ob sie mit einer caudalen oder apikalen Gaumenleiste zu homologisieren ist. Zudem ist auch ihre Ausprägung und Form spezifisch. Deshalb läßt sich das Gaumenleistenmuster von *Melopsittacus* auch nicht an die Entwicklungsreihe *Psephotus*—*Neophema*—*Neopsephotus* anfügen, etwa in der Annahme, daß hier die Rückbildung der apikalen Gaumenleisten am weitesten fortgeschritten sei.

Eine stufenbildende Verbindungshaut ist unter den Platycercini nur bei *Melopsittacus*, *Neopsephotus* und *Neophema* ausgebildet. Bei *Melopsittacus* hat sie eine extreme Entwicklung erfahren, die im Zusammenhang mit der Samenbearbeitung zu stehen scheint. Beim Anheben des Oberschnabels entsteht durch die entfaltete Verbindungshaut eine hohe Stufe hinter der Gaumenplatte, und wenn gleichzeitig die Zunge angehoben wird, z.B. um den Samen in der richtigen Lage zu halten, so wird die Mundhöhle nach vorn abgeschlossen, da der Zungenkörper genau in die Wölbung des unpaaren Gaumens paßt. Dieser Abschluß der Mundhöhle während der Samenbearbeitung kann verhindern, daß Schalen- und Kernsplitter unkontrolliert in die Mundhöhle gelangen, was hauptsächlich bei der Bearbeitung trockener Samen vorkommen dürfte. Daß die von der Verbindungshaut hervorgerufene Stufe dazu dient, während des Schälvorgangs ein Abgleiten des Samens nach hinten zu verhindern, erscheint weniger wahrscheinlich, weil die Verbindungshaut sehr zart und elastisch ist.

Bei *Neopsephotus* ist die Verbindungshaut geringer entwickelt, sie scheint gegenüber jener von *Melopsittacus* weniger spezialisiert zu sein. Die sukzessive Reduktion der Verbindungshaut von der stufigen Ausbildung zum flachgespannten Häutchen der meisten Platycercini läßt sich anhand der beiden Ausprägungsstufen innerhalb der Gattung *Neophema* rekonstruieren.

Limen, unpaarer Gaumen und Gaumenlappen bilden einen strukturell zusammenhängenden Komplex, anhand dessen wiederum eine Gruppierung der Platycercini möglich ist (vergl. Tab. 4). Bei *Prosopeia*, *Eunymphicus*, *Cyanoramphus*, *Barnardius*, *Platycercus*, *Purpureicephalus* und *Psephotus* ist er charakterisiert durch eine schwache Falte des Limen ohne Papillenbesatz, durch die apikale Verschmälerung des unpaaren Gaumens und durch die typisch geformten Gaumenlappen. Auch *Lathamus* stimmt in diesen Merkmalen, außer im Limen, mit dieser Gruppe überein. *Neophema* aber weicht durch das papillenbesetzte Limen von dieser Gruppe ab. *Neopsephotus* dagegen unterscheidet sich in allen Merkmalen von *Neophema*, aber auch von *Melopsittacus*, mit der er nur die kleinen, dreieckigen Gaumenlappen und eine unregelmäßige Ausbildung der Limenpapillen gemeinsam hat. Der Papillenbesatz des Limen kommt also bei jenen Gattungen vor, die auch eine Verbindungshaut besitzen, für die er möglicherweise einen Schutz vor mechanischer Verletzung durch Nahrungspartikel darstellt.

Die für die meisten Platycercini typischen, markanten Gaumenlappen wirken als „Wangen“, da sie auch bei geöffnetem Schnabel den Spalt zwischen den Seitenrändern der Gaumenplatte und des Unterschnabels seitlich weitgehend abschließen. Wangen haben allgemein die Aufgabe, die Mundspalte nach lateral zu verengen, um während der Nahrungsbearbeitung (Kauen) ein Herausfallen der Nahrung aus der Mundhöhle zu verhindern. Diese Funktion der Gaumenlappen scheint besonders vorteilhaft beim Fressen von eher trockenen Samen und ist hier auch möglicherweise in Anpassung an die Granivorie evoluiert worden. *Neopsephotus* und *Melopsittacus* hingegen weisen die als ursprünglicher zu wertende, mäßige Entwicklung der Gaumenlappen auf. (vergl. 5.1.1.).

Bei *Lathamus* ist der nach ventral vorragende unpaare Gaumen mit dem papillenbesetzten Hautwulst in Anpassung an die spezifische Ernährungsweise mit Pollen evoluiert worden. Am vorragenden Gaumen kann, analog zu den Lorinae, die Zungenspitze abgestreift werden, um die Papillen vom anhaftenden Pollenstaub zu reinigen.

An der Choanenregion ist von *Neopsephotus* und *Neophema* zu den anderen Platycercini eine Tendenz zur fortschreitenden Verlängerung des unpaaren Abschnitts festzustellen. Da die Anzahl von Drüsenmündungen auf dem unpaaren Abschnitt (außer bei *Lathamus*) mit seiner relativen Länge positiv korreliert ist, ist der unpaare Abschnitt wahrscheinlich durch ein Zusammenwachsen der Choanenfaltten entstanden, wobei die ursprünglich an den Choanenfalttenrändern sich befindenden Drüsenmündungen nach ventral verlagert wurden. Der stark verlängerte unpaare Abschnitt bei *Lathamus* ist wahrscheinlich in Anpassung an die besondere Ernährungsweise entwickelt worden und verhindert, daß beim Abstreifen der Zunge am unpaaren Gaumen Nahrungspartikel in die Choanenöffnung gelangen. Bei *Melopsittacus* unterscheidet sich der unpaare Abschnitt sowohl in der relativen Länge als auch in der Anordnung der ventralen Mündungen von demjenigen der übrigen Platycercini (vergl. 5.1.1.; Abb. 37).

Die Schleimhaut der Zungenunterseite mit den ausgeprägten papillenbesetzten Falten in der Nähe der Nagelwurzel ist ein charakteristisches Merkmal fast aller Platycercini. Von McCann (1963) wurde es für *Cyanoramphus unicolor* und *C. auriceps* erwähnt. *Melopsittacus* wiederum fehlen die Papillen. Bei *Lathamus* aber ist die Rückbildung der Falten und der Papillen sicher eine Anpassung an seine spezielle Ernährungsweise mit Pollen, weil eine ausgeprägte Reliefstruktur die Bewegungen der Zunge während des Pollensammelns behindern würde.

Die Unterzungendrüse zeigt bei den Nahrungsspezialisten eine vom Durchschnitt abweichende Größe. *Lathamus* besitzt einen sehr großen Drüsenkörper und gleicht darin anderen Pollenspezialisten; bei *Melopsittacus* ist der Drüsenkörper sehr schwach entwickelt, was ebenfalls bei anderen extrem granivoren Formen festgestellt werden kann (s. 5.1.3.).

Während bei der Mehrheit der Platycercini die Ausbildung der Zungenspitzenoberseite mit derjenigen der anderen Psittacinae übereinstimmt, ist sie sowohl bei *Melopsittacus* als auch bei *Lathamus* abweichend gestaltet.

Bei *Melopsittacus* ist die Zungenspitze kolbenförmig anstatt flach wie bei den anderen Psittacinae. Dieser Unterschied steht im Zusammenhang mit der dichten und weniger weit nach caudal reichenden, spezifischen Radiärrinnenstruktur. Diese Besonderheit an der Zunge muß als weiterer Hinweis für die Sonderstellung von *Melopsittacus* innerhalb der Platycercini betrachtet werden. Sie ist wahrscheinlich, wie die Gaumenkonfiguration, in Anpassung an die Samenspezialisierung entwickelt worden, denn eine kolbenförmige Zungenspitze kann für das Anstemmen von Samen zwischen Quervorsprung und Unterschnabelschneide besonders geeignet sein.

Die papillenbesetzte Zungenspitze von *Lathamus* ist ebenfalls eine Adaptation an die spezialisierte Ernährungsweise; mit ihr kann Pollen wie mit einer Bürste gesammelt werden. Sie unterscheidet sich aber grundlegend in der Anordnung der Papillen und in der Ausbildung des medianen Längswulstes von derjenigen der Loriinae (vergl. auch Tab. 15).

Während bei den größeren Arten die paarigen Zungendrüsen lateral am Zungenrücken münden, variiert die Lage der Mündungen bei den kleineren Arten. Dies scheint jedoch nicht im Zusammenhang mit der Ernährungsweise zu stehen, zumal die paarige Zungendrüse, wie bei *Neophema* und *Neopsephotus*, auch vollständig zurückgebildet werden kann und deshalb bei der Nahrungsaufnahme von eher untergeordneter Bedeutung zu sein scheint.

Der breite, median ansetzende caudale Abschnitt der Zungenflügel ist ein charakteristisches Merkmal der Platycercini. Bei *Lathamus* stehen die stark reduzierten Zungenflügel im Zusammenhang mit seiner Ernährungsweise, da bei anderen Pollenspezialisten ähnliche Rückbildungen festzustellen sind (Tab. 7, 15).

Die tiefe Rinne zwischen Zungenkörper und Unterkieferdrüse dient wahrscheinlich als Verschiebungszone beim Heben und Senken des Zungenrückens. Dadurch ist die Zunge in ihren Bewegungen unabhängiger vom Drüsenkörper, was besonders wichtig ist, wenn dessen ventraler Rand auf die Zungenunterseite umgeschlagen ist.

Die Unterkieferdrüsengröße hat sich als ein adaptives Merkmal erwiesen. Bei den eher fructivoren *Eunymphicus* und *Prosopeia*, sowie beim Pollenspezialisten *Lathamus* ist diese Drüse vergrößert, während sie bei den Samenspezialisten und unter ihnen vor allem beim extrem granivoren *Melopsittacus* klein ist. In Übereinstimmung mit diesen Feststellungen können Beobachtungen an *Cyanoramphus* aus der Literatur interpretiert werden. McCann (1963) einerseits beschrieb bei *C. auriceps* 2 und bei *C. unicolor* 5 Drüsenmündungen, die er aber irrtümlicherweise als Geschmacksknospen (taste-pits) betrachtete. Taylor (1971, zitiert nach Forshaw 1973) andererseits beobachtete, daß sich *C. unicolor* nur zu 12 % von Samen, aber zu 65 % von Grasblättern ernährt. Dies zeigt wiederum, daß bei nicht-granivorer Ernährung die Unterkieferdrüse größer ist. *Purpureicephalus*, der auf Eucalyptussamen spezialisiert ist und einen langen Drüsenkörper aufweist, scheint eine Ausnahme darzustellen (vergl. aber 5.4.3.1.).

Für die unpaare Zungendrüse besteht kein Zusammenhang zwischen der Mündungsanzahl und der Nahrungsspezialisierung. Während die meisten Platycercini nur 1 Mündung aufweisen und darin beispielsweise den Loriinae gleichen, neigen *Purpureicephalus* und *Melopsittacus* zur Vermehrung der Mündungsanzahl. Ein interessantes Problem stellt sich beim Vergleich von *Prosopeia tabuensis*, die mehrere Drüsenmündungen aufweist, mit den *Prosopeia*-Hybriden, die wie die meisten Platycercini nur eine Mündung haben. Theoretisch sind drei Erklärungen möglich: a) Innerhalb der Gattung *Prosopeia* variiert die Anzahl zwischen 1 und ca. 5. b) Bei den Hybriden tritt atavistisch der ursprünglichere platycercinentypische Zustand auf. c) *Prosopeia personata* besitzt nur 1 Mündung und hat dieses Merkmal auf ihre Nachkommen übertragen. Bei dem beschränkt vorhandenen Untersuchungsmaterial muß diese Frage aber vorläufig offen bleiben.

Der fast stufenlose Übergang zwischen Gaumendrüse und Oesophagus sowie zwischen Larynxplatte und Oesophagus ist typisch für die Platycercini.

4.3.5. Morphologie der Psittaculini

4.3.5.1. Oberschnabel und Gaumen

(Abb. 2D, 24, 36; Tab. 8, 25)

Das Horn der Schnabelaußenseite ist glatt und wachsartig glänzend. Abbruchkanten oder Abschilferungszonen der obersten Hornschicht finden sich vor allem an der Schnabelspitze. Innerhalb derselben Gattung gibt es Arten mit oder ohne Zahn und Zahnausschnitt am Oberschnabelrand, die Ausprägung dieses Merkmals variiert aber auch individuell (Tab. 8).

An der Feilkerbenfläche sind scharfe, stufige Feilkerben ausgebildet, die apikal in unregelmäßige Aufrauhungen übergehen, und die meist deutlich gewinkelt verlaufen. Bei *Agapornis cana* und *A. pullaria* hingegen sind sie quengerichtet. Bei *A. roseicollis* verlaufen die caudalen Feilkerben quer und werden nach der Spitze zunehmend stärker gewinkelt (Abb. 24C). Ihr durchschnittlicher Abstand ist im allgemeinen mit der Schnabelgröße positiv korreliert.

Die Feilkerben sind auf dem lebenden Gewebe durch Leisten präformiert (Abb. 2D).

Der Quervorsprung ist als deutliche Stufe ausgebildet. Er verläuft in einem Bogen und reicht meist deutlich caudal des Zahnes fast bis an den Schnabelrand. Seltener liegt er genau auf der Höhe des Zahnes. Er wird von einer bis mehreren Reihen fingerförmiger Papillen lebenden Gewebes unterlagert.

Die Gaumenplatte ist durch Gaumenleisten strukturiert. Die caudale Gaumenleiste verläuft quer und befindet sich meistens im caudalen Viertel bis Fünftel der Gaumenplatte, bei *Psittacula* (Abb. 24A) hingegen meist im hinteren

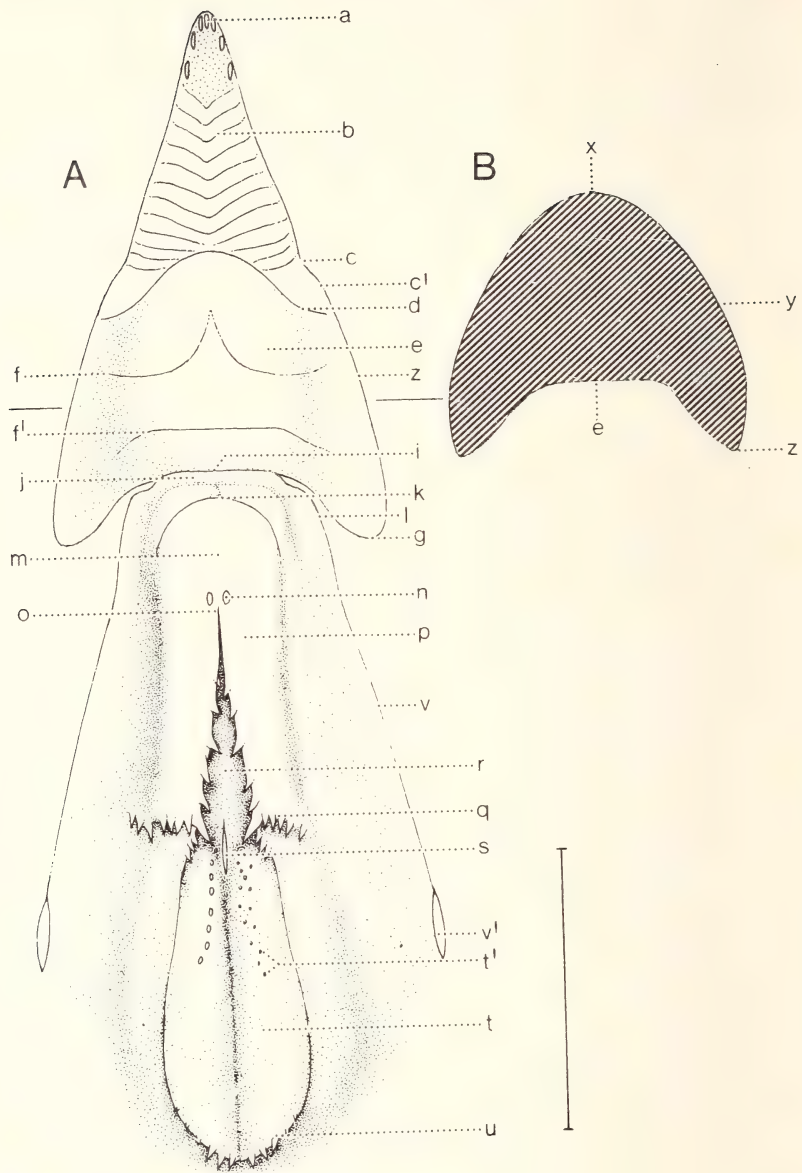
Sechstel und bei *Geoffroyus* und *Agapornis* (Abb. 24C) (excl. *A. pullaria*) im hinteren Drittel. Meist ist nur eine einzige apikale Gaumenleiste vorhanden, die stets deutlich und meist stufenförmig ausgebildet ist. Sie befindet sich ungefähr auf mittlerer Strecke zwischen caudaler Gaumenleiste und Quervorsprung und nimmt einen gewinkelten oder sogar geschwungenen Verlauf (Abb. 24A). In einzelnen Fällen ist eine kurze, mediane Längsleiste zwischen caudaler und apikaler Gaumenleiste ausgebildet. Bei *Agapornis cana*, *Aprosmictus*, *Alisterus* und *Polytelis* ist die apikale Gaumenleiste oft schwach abgewinkelt oder sogar querverlaufend (Abb. 24D). *Agapornis roseicollis* weist aber zwei apikale Gaumenleisten auf (Abb. 24C). Die vordere verläuft meist geschwungen oder gewinkelt wie bei anderen Psittaculini-Gattungen, die hintere quer. Bei *Agapornis personata* sind 3 Gaumenleisten vorhanden. Die vorderste verläuft in einem Bogen parallel zum Quervorsprung, die beiden hinteren sind nur schwach gebogen und liegen dicht hintereinander, wobei sie teilweise miteinander verschmelzen können (vergl. auch Abb. 36).

Eine *V e r b i n d u n g s h a u t* ist nicht ausgebildet, so daß das wulstige *L i m e n* unmittelbar auf die Gaumenplatte folgt. Beim Anheben des Oberschnabels wird das Limen gedehnt und verflacht. *Agapornis cana* weist 5 bis 7 Papillen auf dem Limen auf, wobei die mediane Papille gegenüber den anderen etwas zurückversetzt ist. *A. pullaria* zeigt rund 7 abgerundete und schwächer ausgeprägte Papillen. Bei den übrigen *Agapornis* spp. sind höchstens noch Andeutungen von Papillen auf dem Limen erkennbar. *Polytelis alexandrae* weist im medianen Teil des Limen 3 nebeneinanderstehende, cranial gerichtete Papillen auf (Abb. 24D).

Der *u n p a a r e G a u m e n* ist im Vergleich zu jenem der Platycercini breiter und kürzer. Oft ist ein mehr oder weniger deutlicher, schmaler, medianer Längswulst ausgebildet. Bei *Tanygnathus sumatranus* ist der unpaare Gaumen doppelt so lang wie bei den übrigen Psittaculini. Die abschließende Querfalte ist deutlich und bogenförmig, jedoch nicht entfaltbar.

Die *G a u m e n l a p p e n* sind innerhalb der Psittaculini sehr variabel in Form und Größe. Bei *Electus* und *Tanygnathus* sind sie flach und kaum als solche zu erkennen. Bei *Psittacula* (Abb. 24A) und *Geoffroyus* sind die Gaumenlappen deutlicher und haben die Form eines langen, rechtwinkligen Dreiecks, dessen rechter Winkel apikal liegt. Bei *Aprosmictus* und *Alisterus* sind sie etwas ausgeprägter und rundlicher. *Polytelis anthopeplus* und *P. swainsonii* besitzen große Gaumenlappen mit einem nach apikal weisenden Zipfel. Bei *Polytelis alexandrae* (Abb. 24D) sind sie noch größer, und der apikale Zipfel reicht weit über das Limen hinweg nach vorn. Bei *Prioniturus*, insbesondere *P. platurus*, bilden sie ein großes, gleichschenkliges Dreieck; bei *Agapornis* sind sie gerundet mit apikal gerichtetem Zipfel (Abb. 24C).

Die *C h o a n e n r e g i o n* liegt ungefähr in derselben Ebene wie der unpaare Gaumen. Der unpaare Abschnitt der Choanenregion ist bei *Prioniturus* und *Agapornis* sehr kurz (Abb. 24C), dafür schließen die Choanenfaltten apikal meist nah aneinander und weichen erst weiter caudal auseinander. Bei den übrigen Gattungen aber ist er in auffallender Weise verlängert (Abb. 24A, D; 37). So ver-



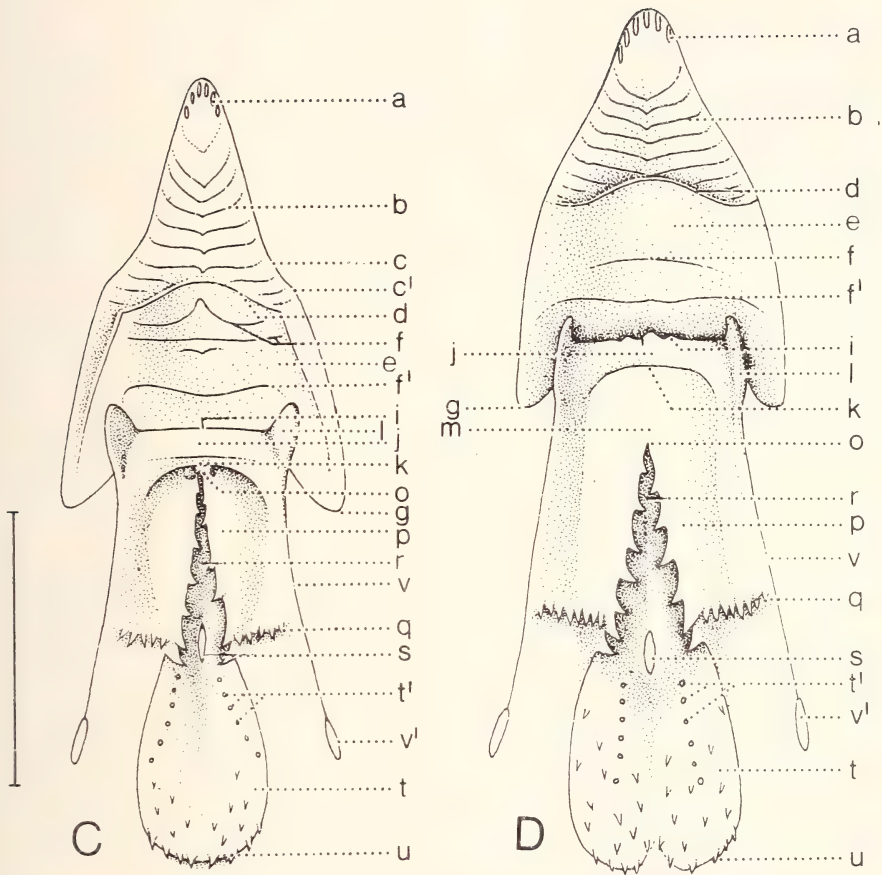


Abb. 24: A—B *Psittacula krameri*, A Gaumen, B Querschnitt durch Oberschnabel; C *Agapornis roseicollis*, Gaumen; D *Polytelis alexandrae*, Gaumen. a Mündungen der Schnabelpapillen, b Feilkerben, c Zahnausschnitt, c' Zahn, d Quervorsprung, e Gaumenplatte, f apikale Gaumenleiste, f' caudale Gaumenleiste, g Rhamphothekenwurzel, i Limen, j unpaarer Gaumen, k Querfalte, l Gaumenlappen, m unpaarer Abschnitt der Choanenregion, n ventrale Mündungen der Choanendrüse, o Choanenwinkel, p Choanenfalten mit Randpapillen, q Gaumenpapillen, r Choanenspalte, bzw. Orbitalmulde, s Infundibularspalte, t Gaumendrüse, t' Mündungen der Gaumendrüse, u Rachenpapillen, v ventraler Rand des Os palatinum, v' aboraler Fortsatz des Os palatinum, x Culmen, y Schnabelaußenseite, z Schnabelseitenrand. Maßeinheit: 10 mm.

T a b e l l e 8 : Psittaculini und Psittacini: Merkmale am Gaumen zur Diagnostizierung der Gattungen

	<i>Polytelis</i> (Abb. 24 D)	<i>Alisterus</i>	<i>Aprosmictus</i>	<i>Eclectus</i>	<i>Tanygnathus</i>	<i>Psittacula</i> (Abb. 24 A)	<i>Geoffroyus</i>	<i>Prioniturus</i>	<i>Agapornis</i> (Abb. 24 C)	<i>Psittacus</i> <i>Poicephalus</i>
Oberschnabelzahn	—	+	—	+	+	+	+	+	+	+
Feilkerben	gewinkelt									
durchschnitt. Feilkerbenabstand, mm	0,4—0,5	0,3—0,4	0,4—0,5	0,6		0,3—0,5	0,3—0,4	0,3—0,5	0,3—0,6 (Tab. 25)	0,6—0,8 (Tab. 12)
Lage der caudalen Gaumenleisten, in Bruchteilen der Gaumenplatte	1/4—1/5	1/4—1/5	1/4—1/5	1/4—1/5	ca. 1/4—1/5	1/6	1/3	1/5	1/3—1/4 (Tab. 25)	1/3—1/4 (Tab. 12)
Form der apikalen Gaumenleisten	querverlaufend oder schwach gewinkelt			gewinkelt			nicht ausgebildet			
Limnen *	<i>P. alexandrae</i> : mit 3 Papillen	ohne Papillen			breit und sehr kurz			verschieden (Tab. 25)		
unpaarer Gaumen	breit und sehr kurz			meist breit und kurz		relativ lang, mit medianem Längswulst				
Gaumenlappen	<i>P. alexandrae</i> : groß, mit apikalem gerichtetem, spitzen Lappen	rundlich bis dreieckig, kleiner als <i>Polytelis</i> , größer als <i>Psittacula</i>		sehr flach		klein, eckig		groß, gleichschenkeliges Dreieck	relativ groß, mit apikalem Lappen	relativ flach, eckig
Choanenregion; unpaarer paariger Abschnitt	1:3 bis 1:2	2:3	2:3	1:2 <i>T. lucionensis</i> : 1:3		1:2 bis 2:3	1:2	1:7 bis 1:9	1:8 bis 1:12	min. 1:12
ventrale, paarige Mündungen der Choanendrüse	keine			1—2	1—2, oder 1 direkt am Choanenwinkel	1—2	2—4	keine		

hält sich bei *Alisterus* und *Aprosmictus* die Länge des unpaaren zum paarigen Choanenabschnitt wie 2 : 3, bei den anderen Gattungen meist wie 1 : 2, seltener 1 : 3 (z.B. *Polytelis*, *Tanygnathus lucionensis*) oder 2 : 3 (*Psittacula*) (vergl. Tab. 8). Ventral gerichtete, paarige Choanendrüsenmündungen auf dem unpaaren Abschnitt sind bei *Agapornis* und *Prioniturus* nicht vorhanden, ebenso fehlen sie *Polytelis*, *Alisterus* und *Aprosmictus*. Bei *Eclectus* und *Psittacula* sind 1 bis 2 Paar Mündungen in der Nähe des Choanenwinkels zu erkennen, bei *Geoffroyus* sind sie sogar zu 2 bis 4 in paarigen, apikal fast bis zur Querfalte reichenden Reihen angeordnet. Diese Mündungen sind nicht in Rinnen eingebettet, sondern liegen auf der Oberfläche. *Tanygnathus megalorhynchus* stimmt in der Anordnung der ventralen Mündungen mit *Eclectus* überein; *T.sumatranus* und *T.lucionensis* hingegen weisen nur eine ventrale paarige Mündung in unmittelbarer Nähe des Choanenwinkels auf.

Die G a u m e n d r ü s e n f o r m ist wie bei den Platycercini sehr variabel. Die Mündungen sind in paarigen Längsreihen angeordnet. Das hintere Drittel der Drüsenregion ist frei von Mündungen. Der caudale Rand der Drüse ist meist etwas wulstig und mit deutlichen Rachenpapillen besetzt.

4.3.5.2. Unterschnabel

(Tab. 9, 26)

Der Unterschnabel ist eher kurz und hoch, mit einer deutlich nach oben gebogenen Gonys. Die Frontal- und Seitenflächen sind bei *Agapornis*, außer *A.cana*, bei *Polytelis*, *Aprosmictus* und auch bei den größeren *Eclectus* und *Psittacula eupatria* abgerundet. Rechtwinklig gegeneinander abgewinkelte Frontal- und Seitenflächen findet man bei *Alisterus*, *Tanygnathus*, *Psittacula*, *Prioniturus* und *Agapornis cana*. Die abgerundeten Schnäbel weisen eine glatte Oberfläche auf, die eher eckigen tragen auf der Frontalfläche flache Längswülste. Die runde Frontalfläche von *Aprosmictus*, *Polytelis anthopeplus* und *P.swainsonii* ist mit einem medianen Längswulst besetzt. Die Unterschnabelwurzel wird vom Dillenkinkel individuell etwas verschieden tief ausgeschnitten; auffallend ist aber der bei *Polytelis*, *Alisterus* und *Aprosmictus* stets markante und bei *Prioniturus* sehr tiefe Ausschnitt. Bei *Agapornis*, mit Ausnahme von *A.pullaria*, ist er sehr flach. Der rhamphothekenfreie Abschnitt ist meist kurz; er beträgt zwischen 1/6 und 1/10 der Unterschnabellänge, bei *Agapornis* hingegen, außer *A.pullaria*, beträgt er 1/3. In der Regel ist der rhamphothekenfreie Abschnitt umso länger, je flacher der Ausschnitt des Dillenkinkels ist. Eine Kinnhöhle ist stets ausgebildet.

Die U n t e r s c h n a b e l s c h n e i d e ist scharf und nach ventral stets etwas eingeschnitten. Zwischen ihr und den Seitenrändern befindet sich ein Ausschnitt, dessen Ausprägung individuell stark variiert. Mit Ausnahme von *Agapornis pullaria* ist er bei dieser Gattung stets deutlich ausgebildet. Die Schnabelpapillen münden wie bei den Platycercini mit rundlichem bis längsovalen Querschnitt

Tabelle 9: Psittaculini und Psittacini: Merkmale am Unterschnabel zur Diagnostizierung der Gattungen

	<i>Polytelis</i>	<i>Alisterus</i>	<i>Aprosmictus</i>	<i>Eclectus</i>	<i>Tanygnathus</i>	<i>Psittacula</i>	<i>Geoffroyus</i>	<i>Prioniturus</i>	<i>Agapornis</i>	<i>Psittacus, Poicephalus</i>	
Frontal- und Seitenfläche	rund	fast rechtwinklig zueinander stehend	rund	meist rund	fast rechtwinklig zueinander stehend	seltener rund	meist rund	fast rechtwinklig zueinander stehend	Tab. 26	rund	
Oberflächenmodellierung	<i>P. antiopeplus</i> u. <i>P. swainsonii</i> : 1 med. Längswulst	flache Längswülste	meist 1 medianer Längswulst	meist mit flachen Längswülsten							keine
Ausschnitt des Dillwinkels in die Unterschnabelwurzel	deutlich		variabel von flach bis deutlich		tief		flach		Tab. 26		
Rhamphothekenfreier Abschnitt, in Bruchteilen der Unterschnabellänge	ca. 1/6	1/5 bis 1/6	ca. 1/10	1/7 bis 1/9	1/5 bis 1/6	1/5 bis 1/6	?	?	1/3 bis 1/5 (Tab. 26)	1/4	
Mündungen der Schnabelpapillen an Unterschnabelschneide	auf der lingualen Seite, nicht bis Schneidenkante							direkt auf Schneide	auf Lingualseite, nicht bis Schneidenkante		

auf der lingualen Seite der Unterschnabelschneide und reichen meist nicht bis an die Schneidenkante heran. Als Ausnahme unter den Psittacinae ist *Prioniturus* zu erwähnen, bei welchem die Schnabelpapillen mit rundlichem Querschnitt direkt auf der Unterschnabelschneide münden.

4.3.5.3. Zunge

(Abb. 25, 26; Tab. 10, 11, 26)

Auf der Zungenunterseite ist die Schleimhaut quergefältelt und weist keine Papillen auf, nur bei *Agapornis* sind verstreute, stumpfe Papillen vorhanden. Der M.genioglossus ist breit und tritt unter der Schleimhaut meist nicht in Erscheinung. Die paarigen Mündungen der Unterzungendrüsen liegen gegenüber den Mündungen der paarigen Zungendrüse. Die Ausdehnung des Drüsenkörpers ist sehr variabel; er reicht nach caudal bis zum ersten Drittel oder zur Hälfte, selten nur bis zum Anfang der Larynxspaltenlänge (Tab. 11). Letzteres ist jedoch für *Agapornis* die Regel.

Der Schleimhautrand apikal des Nagels beträgt durchschnittlich $\frac{1}{4}$ bis $\frac{1}{6}$ der Nagellänge. Bei *Polytelis alexandrae* und vor allem bei *Agapornis* ist der Schleimhautrand meist länger, *Agapornis pullaria* hingegen gleicht in dieser Hinsicht eher den anderen Psittaculini (Tab. 11).

Die Zungenspitze weist auf der Oberseite die für die Psittacinae typischen Radiärrinnen auf (vergl. Platycercini, 4.3.4.3.).

Die Schleimhaut des Zungenrückens kann in verschiedener Weise strukturiert sein. Bei *Psittacula*, *Geoffroyus*, *Prioniturus* ist sie fast glatt, bei *Agapornis* sind deutlichere Querrinnen zu erkennen. *Tanygnathus lucionensis* und *T.sumatranus* zeigen eine auffallende Rinnenstruktur, bei der die Rinnen ungefähr vom Zungenflügelwinkel aus nach apiko-lateral ausstrahlen und sich dabei auch meist verzweigen. In der Nähe des Zungenflügelwinkels von *T.megalorhynchus* zeigt die Schleimhaut zwischen den Rinnen eine angedeutete Aufteilung in Einzelerhebungen. Die typische „Pflastersteinstruktur“ der Schleimhaut von *Eclectus*, *Polytelis*, *Alisterus* und *Aprosmictus* entsteht dadurch, daß sie mit winzigen konischen Erhebungen unregelmäßig, seltener in linienartiger Anordnung, dicht besetzt ist. Diese Struktur setzt sich auf die apikalen Abschnitte der Zungenflügel fort. Oft sind dabei lateral am Zungenrücken Rinnen zu erkennen, ähnlich wie bei *Tanygnathus* (Abb. 26).

Die paarigen Zungendrüsen münden auf der Höhe des Zungenflügelwinkels oder wenig apikal davon. Die Mündungen befinden sich meist am Seitenrand des Zungenrückens, außer bei *Prioniturus*, *Agapornis cana*, *A.roseicollis* und *A.personata*, bei denen sie nach medial verschoben sind.

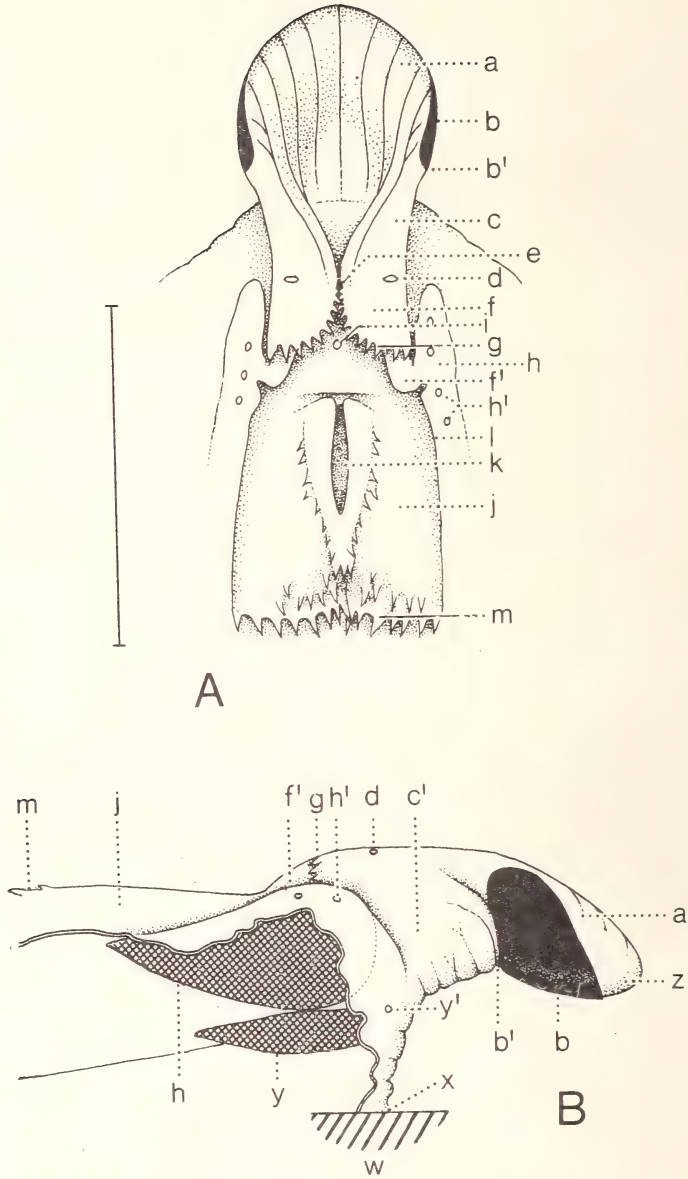


Abb. 25: *Psittacula roseata*, Zunge, A Dorsalansicht, B Lateralansicht. a Zungenspitze mit Radiärrinnen, b Nagel, b' Nagelwurzel, c Zungenrücken, c' Zungenseite, d Mündung der paarigen Zungendrüse, e Zungenflügelwinkel, f apikaler Abschnitt, f' caudaler Abschnitt der Zungenflügel, g Zungenpapillen, h Unterkieferdrüsenkörper, h' Mündungen der Unterkieferdrüse, i Mündung der unpaaren Zungendrüse, j Larynxplatte, k Larynxspalte, l larynxflankierende Hautfalte, m Larynxpapillen, w Unterkiefersymphyse, x Zungenwurzel, y Unterzungendrüsenträger, y' Mündung der Unterzungendrüse, z Schleimhautrand. Maßeinheit: 10 mm.



Abb. 26: Schleimhautstruktur des Zungenrückens. A *Tanygnathus lucionensis*, Vergr. 4,5x;
 B *Tanygnathus megalorhynchus*, Vergr. 4,5x; C *Alisterus amboinensis*, Vergr. 5,6x.

Apikaler und caudaler Abschnitt der Zungenflügel sind ungefähr gleich lang. Der caudale Abschnitt ist schmaler als der apikale, da er lateral vom Medianrand des apikalen Abschnitts ansetzt (Abb. 25A). Der caudale Abschnitt reicht nach hinten höchstens bis zum Anfang der Larynxspalte; er biegt seitlich zum Wulst der Unterkieferdrüse ab, von dem er aber deutlich abgesetzt ist. Bei *Prioniturus platurus* ist der caudale Abschnitt besonders lang und reicht bis zum ersten Drittel der Larynxspalte.

Der vom Zungenkörper durch eine tiefe Rinne getrennte Unterkieferdrüsenkörper reicht apikal bis zu den Mündungen der paarigen Zungen- drüse und caudal bis ungefähr zur Hälfte oder zum Ende der Larynxspalte (Abb. 25B). Die Länge des Drüsenkörpers steht in direkter Beziehung mit der Mündungsanzahl, auch wenn er individuellen Schwankungen unterworfen ist (vergl. Tab. 11). Die Drüsenmündungen gruppieren sich meist auf der Strecke zwischen Zungenflügelwinkel und Anfang der Larynxspalte, bei stark vermehrter Anzahl reichen sie aber weiter nach caudal. *Alisterus*, *Aprosmictus*, *Eclectus* und wahrscheinlich auch *Tanygnathus* zeigen durchschnittlich 3 Mündungen, und der Drüsenkörper reicht caudal bis ungefähr zwischen Hälfte und Ende der Larynxspalte (Tab. 10). Wahrscheinlich ist auch *Prioniturus luconensis* zu dieser Gruppe zu zählen. *Psittacula* mit 3 bis 5 Mündungen, *Geoffroyus* mit 4 bis 6 und *Prioniturus platurus* mit 6 bis 7 besitzen die längsten Drüsenkörper, die bis zum Ende der

Tabelle 10: Psittaculini und Psittacini: Anzahl Drüsenmündungen der unpaaren Zungendrüse und der Unterkieferdrüse.

Für jede Art oder Gattung ist die Anzahl der Beobachtungen angegeben.

Drüse	unpaare Zungendrüse						Unterkieferdrüsen						
Anzahl Mündungen	0	1	2	3	ca. 6	ca. 10	1	2	3	4	5	6	7
<i>Polytelis alexandrae</i>		2					3	1					
<i>Polytelis anthopeplus</i>		1					1	1					
<i>Polytelis swainsonii</i>		1						1	1				
<i>Alisterus</i>		3						5		1			
<i>Aprosmictus</i>		2						4					
<i>Eclectus</i>		3	1				1	5		2			
<i>Tanygnathus</i>		2					2	2					
<i>Psittacula</i>		2	1	1				3	5	2			
<i>Geoffroyus</i>						4			4	3	1		
<i>Prioniturus luconensis</i>					1		1	1					
<i>Prioniturus platurus</i>				2							2	2	
<i>Agapornis cana</i>		2					4						
<i>Agapornis pullaria</i>		1							2				
<i>Agapornis taranta</i>		1					2						
<i>Agapornis roseicollis</i>		2					2	2					
<i>Agapornis personata</i>		3					4	2					
<i>Psittacus</i>	10						20						
<i>Poicephalus</i>		3	3				12						

Larynxspalte reichen. Auch die Gattung *Polytelis* scheint in bezug auf die Ausbildung der Unterkieferdrüse nicht homogen zu sein. Bei *P.alexandrae* reicht der Drüsenkörper bis zur Hälfte der Larynxspalte, und es sind häufiger 2, seltener 3 Mündungen ausgebildet. Das einzige Exemplar von *P.anthoepus* gleicht *P.alexandrae*; bei *P.swainsonii* jedoch reichen die Drüsenkörper caudal bis zu 3/4 der Larynxspalte und weisen 3 und 4 Mündungen auf. Innerhalb der Gattung *Agapornis* finden wir ebenfalls Unterschiede. Während bei *A.cana* die Unterkieferdrüse mit einer einzigen Mündung nur bis zum Anfang der Larynxspalte reicht und bei *A.roseicollis* und *A.personata* bis zum ersten Drittel oder zur Hälfte der Larynxspalte und 1 bis 2 Mündungen zeigt, reicht sie bei *A.pullaria* bis zum Ende der Larynxspalte und trägt 3 Mündungen. *A.taranta* zeigt einen ebenso langen Drüsenkörper wie die letzte Art, jedoch nur eine Mündung (Tab. 10, 26).

Die unpaare Zungendrüse weist meist eine einzige Mündung auf (Tab. 10), bei *Psittacula* sind aber bis zu 4 Mündungen festzustellen. *Prioniturus platurus* zeigt 3 Mündungen, *P.luconensis* rund 6, und bei *Geoffroyus* ist stets eine Ansammlung von ca. 10 Mündungen vorhanden.

Am caudalen Ende der eher flachen Larynxplatte ist ein schwacher Wulst ausgebildet, auf dem die Larynxpapillen angeordnet sind.

4.3.5.4. Schnabelschluß und Mundhöhle

In den häufigsten Fällen ist der Oberschnabel schon von der Wurzel an etwas breiter als der Unterschnabel, so daß er diesen knapp umfaßt. Bei den größeren Arten kann seltener auch bei normaler Okklusion ein Spalt zwischen den Schnabelrändern bestehen bleiben.

Der gesamte weiche Gaumen ist ungefähr so lang wie Larynx und Zunge zusammen. In Ruhestellung liegt der Zungenflügelwinkel gegenüber dem apikalen Drittel der Choanenregion, so daß er bei den Arten mit verlängertem apikalem Abschnitt gegenüber dem Choanenwinkel liegt.

4.3.5.5. Diskussion

Wie bei den *Platycercini* (s. 4.3.4.5.) sollen auch hier zuerst die einzelnen Merkmale im Hinblick auf ihre verschiedene Bedeutung diskutiert werden.

Auch innerhalb der *Psittaculini* können wir zwei verschiedene Feilkerbenmuster unterscheiden, nämlich gewinkelte Feilkerben, wie bei fast allen *Psittaculini*, und querverlaufende bei gewissen *Agapornis*-Arten. Die adaptive und phylogenetische Bedeutung beider Muster wurde bereits für die *Platycercini* (s. 4.3.4.5.) diskutiert. Innerhalb der Gattung *Agapornis* zeichnet sich eine Entwicklungsrei-

Tabelle 11: Psittaculini und Psittacini: Merkmale an der Zunge zur Diagnostizierung der Gattungen

	<i>Polytelis</i>	<i>Alisterus</i> (Abb. 26 C)	<i>Aprosmictus</i>	<i>Eclectus</i>	<i>Tanygnathus</i> (Abb. 26 A, B)	<i>Psittacula</i> (Abb. 25)	<i>Geoffroyus</i>	<i>Prioniturus</i>	<i>Agapornis</i>	<i>Psittacus</i> <i>Poicephalus</i>
Schleimhaut der Zungenunterseite	Querfältelung ohne Papillen									
caudaler Rand der Zungenunterseite	Anfang bis 1/2 Larynxspalte	1/3 bis 1/2 Larynxspalte	1/3 bis 1/2 Larynxspalte	1/3 Larynxspalte	1/3 Larynxspalte	Anfang bis 1/2 Larynxspalte	1/2 Larynxspalte	Anfang bis 1/2 Larynxspalte	Anfang Larynxspalte	mit verstreuten Papillen Tab. 12
Schleimhautrand an Zungen- spitzen- unterseite, in Bruch- teilen der Nagellänge	1/2–1/4	1/3–1/5	1/4–1/8	1/3	1/4	1/4–1/7	1/5–1/6	meist 1/2 (Tab. 26)	1/2–1/3	
Schleimhaut des Zungenrückens	typische „Pflasterstruktur“	Rinnenstruktur	glatt					Quer- rinnen- struktur	glatt	
Mündungen der paarigen Zungen- gendrüsen	lateral						nicht ganz lateral	Tab. 26	lateral	
Zungen- flügel caudal bis	maximal Anfang Larynxspalte						<i>P. platurus</i> : bis 1/3 Larynxspalte	Anfang Larynxspalte	Tab. 12	

caudaler Rand der Unter- kieferdrüse bis	1/2-3/4 Larynx- spalte	1/2 bis Ende Larynx- spalte	Ende Larynx- spalte	1/2 bis Ende Larynx- spalte	meist Ende Larynx- spalte	3/4 bis Ende Larynx- spalte	1/2 oder Ende Larynx- spalte	Tab. 26	Anfang bis 1/2 Larynx- spalte
Anzahl Mündungen Unterkie- ferdrüsen (Tab. 10)	2-4	3-5	3	2-5	2-3	3-5	4-6	1-3 (Tab. 26)	1
Anzahl Mündungen unpaare Zungen- drüse (Tab. 10)	1	1	1	1, evtl. 2	1	1-3	ca. 10	1	0-1 (Tab. 12)

he von dem als ursprünglich gewerteten Querverlauf zum gewinkelten Verlauf ab, und zwar in der Reihenfolge von *A. pullaria*, bzw. *A. cana*, zu *A. taranta*, bzw. *A. personata*, mit *A. roseicollis* als Übergangsform (vergl. 5.1.1.).

Das bei den Psittaculini ziemlich einheitliche Gaumenleistenmuster mit meist einer einzigen gewinkelten, apikalen Gaumenleiste läßt zwei verschiedene Entwicklungstendenzen erkennen: einerseits zu schwächer gewinkeltem oder oft sogar querverichtetem Verlauf, andererseits dazu, nicht nur einfach, sondern mehrfach aufzutreten. Während bei *Aprosmictus*, *Alisterus* und *Polytelis* der erste Trend erkennbar ist, sind beide innerhalb der Gattung *Agapornis* nachweisbar. So zeigen *A. pullaria* und *A. taranta* eine apikale Gaumenleiste, die am meisten derjenigen der anderen Psittaculini entspricht. Bei *A. cana* ist nun die Winke lung der Gaumenleiste sehr schwach ausgeprägt, dagegen läßt sich bei *A. roseicol lis* und *A. personata* die sukzessive Vermehrung und Umformung der Gaumenleis ten verfolgen (vergl. 5.1.1.; Abb. 36).

Die Lage der caudalen Gaumenleiste auf der Gaumenplatte kann zwar für ver schiedene Gattungen als charakterisierendes Merkmal dienen (Tab. 8), aber nicht auf ihre phylogenetische oder gar adaptive Bedeutung hin angesprochen werden.

Im Gegensatz zu den Platycercini ist bei den Psittaculini eine Verbindungshaut nie ausgebildet. Am Limen sind Papillen einerseits nur bei den *Agapornis*-Arten ausgebildet, wo man ihre fortschreitende Reduktion von *A. cana* zu *A. personata* verfolgen kann, und andererseits bei *Polytelis alexandrae*, bei der sie aber artspe zifisch gestaltet sind.

Die Gestalt des unpaaren Gaumens ist charakteristisch für die Psittaculini und grenzt sie gegenüber den anderen Tribus ab. Der taxonomische Wert dieses Merkmals wird durch die Variabilität innerhalb der Gattung *Tanygnathus* nicht vermindert.

Die verschiedenen Gaumenlappenformen können nicht immer in direkten Zu sammenhang mit der Ernährungsweise der betreffenden Arten gebracht werden. Wie bereits bei den Platycercini dargelegt (s. 4.3.4.5.), sind große Gaumenlappen bei einer vorwiegend granivoren Ernährungsweise von Vorteil. Unter den Psitaculini sind nun die Gaumenlappen sowohl bei *Polytelis*, insbesondere *P. alexan drae*, als auch bei *Agapornis* vergrößert worden, d.h. bei Arten, die als ausgespro chen granivor gelten. Das Auftreten von ebenfalls stark vergrößerten, aber an ders geformten Gaumenlappen bei *Prioniturus* hingegen kann nicht in diesem Sinn interpretiert werden (vergl. 5.1.1.).

Bei den Psittaculini kommt die Tendenz zur Bildung eines langen unpaaren Ab schnitts der Choanenregion noch klarer zur Geltung als bei den Platycercini (s. 4.3.4.5.). Wie bei diesen, kann man sich auch hier die Entwicklung des unpaaren Abschnitts als ein fortschreitendes Verwachsen der Choanenfalten vorstellen. Die primitive Konfiguration der Choanenregion mit einem sehr kurzen unpaaren Abschnitt finden wir nur bei *Agapornis* und *Prioniturus*. Alle anderen Gattungen

zeigen das als abgeleitet zu betrachtende Merkmal eines sehr langen unpaaren Abschnitts. Dieser zeigt allerdings Unterschiede in der Anzahl der ventralen Drüsenmündungen, die wahrscheinlich im Verlaufe des Zusammenwachsens der Choanenfallen ihre Lage einnahmen. Eine fortschreitende Rückbildung der Drüsenmündungen läßt sich in der Reihenfolge *Geoffroyus* — *Psittacula*, *Eclectus* — *Tanygnathus* — *Alisterus*, *Aprosmictus*, *Polytelis* feststellen (vergl. 5.1.1.; Abb. 37).

Am Unterschnabel ist hier, im Gegensatz zu den *Platycercini*, die Form der Frontal- und Seitenfläche nicht von der Schnabelgröße abhängig, aber ein Zusammenhang mit der Ernährungsweise ist ebenfalls nicht ersichtlich.

Wegen ihrer im allgemeinen starken individuellen Größenvariation ist die Unterzungendrüse nur bei *Agapornis*, wo sie stets eine geringe Ausdehnung zeigt, mit größerer Wahrscheinlichkeit als an die Granivorie adaptiert zu interpretieren.

Anhand bestimmter Strukturierungen der Schleimhaut am Zungenrücken kann eine Bündelung bestimmter Gattungen vorgenommen werden. Die typische „Pflastersteinstruktur“ ist innerhalb der *Psittaci* nur bei *Polytelis*, *Alisterus*, *Aprosmictus* und *Eclectus* ausgebildet. Das Auftreten von Zwischenformen spricht aber dafür, daß diese Struktur von einer Rinnenstruktur, ähnlich derjenigen von *Tanygnathus*, abzuleiten ist. So zeigte sich z.B. bei *Tanygnathus megalorhynchus* andeutungsweise eine Entwicklung von Einzelerhebungen auf der Schleimhaut am Zungenflügelwinkel. Auch sind bei bestimmten Individuen die einzelnen Schleimhauterhebungen der „Pflastersteinstruktur“ nicht verstreut, sondern linienartig angeordnet, und oft ist an den Seitenrändern der Zunge eine Rinnenstruktur zu erkennen. Deshalb lassen sich *Tanygnathus*, *Eclectus*, *Aprosmictus*, *Alisterus* und *Polytelis* gegenüber *Psittacula*, *Geoffroyus* und *Prioniturus*, die eine undifferenzierte Zungenrückenschleimhaut aufweisen, abgrenzen. *Agapornis* hingegen zeichnet sich durch eine spezifische Querrinnenstruktur der Schleimhaut aus (vergl. 5.1.3.).

Die Größe der Unterkieferdrüse erweist sich bei den *Psittaculini* nicht immer so eindeutig als ein adaptives Merkmal wie bei den *Platycercini*. Dies dürfte zum Teil darauf zurückzuführen sein, daß jeweils die spezifischen Ernährungsgegewohnheiten nur unvollkommen bekannt sind, und daß bei den *Psittaculini* die intragenerische Variation meist größer ist als bei den *Platycercini*. Möglicherweise zeigt aber hier die Unterkieferdrüse auch andere adaptive Merkmale, die sich nicht unbedingt an der Drüsengröße und Mündungsanzahl feststellen lassen, so daß sich die Ausprägung dieser beiden Merkmale in bestimmten Fällen unabhängig von der Nahrungsspezialisierung entwickelt. Bei vielen Formen ergeben sich trotzdem ähnliche Beziehungen wie bei den *Platycercini*. So sind die Unterkieferdrüsen kürzer und besitzen wenig Mündungen bei typisch granivoren Formen, wie z.B. *Polytelis alexandrae*, *Agapornis cana* und auch *A. roseicollis* und *A. personata*. Bei den fructivoren *Geoffroyus* und *Prioniturus platurus* sind sie lang mit vielen Mündungen. Die Befunde anderer Formen hingegen scheinen dieser Regel zu widersprechen. So zeigt z.B. der fructivore *Tanygnathus megalorhynchus* eine

mäßig entwickelte Unterkieferdrüse und die granivore *Agapornis pullaria* (Chapin 1939, Bannermann 1953, Hampe 1957, Forshaw 1973) eine große Unterkieferdrüse.

Die unterschiedliche Mündungsanzahl der unpaaren Zungendrüse kann nicht im Sinne einer Adaptation an eine bestimmte Ernährungsweise interpretiert werden, da sie unabhängig davon variiert. Es ist aber auffallend, daß die Gattungen, die auch andere als ursprünglich gewertete Merkmale besitzen (*Prioniturus*, *Geoffroyus*), besonders viele Mündungen zeigen.

4.3.6. Morphologie der Psittacini

4.3.6.1. Oberschnabel und Gaumen

(Abb. 7B; Tab. 8, 12)

Das Horn der Schnabelaußenseite ist matt und schilfert gegen den Rand zu meist ab. Die Ausprägung des Zahns und des Zahnausschnitts ist starken individuellen Schwankungen unterworfen; meist sind Zahn und Zahnausschnitt abgerundet und schwach ausgeprägt.

Die Feilkerben sind deutlich ausgeprägt, verlaufen scharf gewinkelt und gehen an der Spitze in Aufrauungen über (Abb. 7B). Der durchschnittliche Abstand der Feilkerben ist mit der Schnabelgröße korreliert, aber relativ größer als bei den Psittaculini (Tab. 8).

Der Quervorsprung ist stufig und reicht, caudal vom Oberschnabelzahn, nicht ganz an den Oberschnabelrand heran. Das unterlagernde lebende Gewebe bildet fingerförmige Papillen aus.

Die Gaumenplatte weist keine apikale, sondern nur die querverlaufende caudale Gaumenleiste auf. Bei *Psittacus*, der eine lange Gaumenplatte besitzt, verläuft sie im hinteren Viertel, bei *Poicephalus* mit einer kurzen Gaumenplatte im hinteren Drittel. Häufig ist in der Nähe des Quervorsprungs ein kurzer medianer Längswulst zu erkennen.

Das Limen folgt unmittelbar auf die Gaumenplatte, da eine Verbindungshaut nicht ausgebildet ist. Es ist wulstig, trägt meist keine Papillenandeutungen und verflacht sich beim Heben des Oberschnabels.

Der unpaare Gaumen ist bedeutend länger als bei den Psittaculini und weist auf der ganzen Länge die gleiche Breite auf. Er trägt einen medianen Längswulst, der bei *Poicephalus* schmaler und schärfer ausgeprägt ist als bei *Psittacus*. Die Gaumenlappen sind mäßig entwickelt, eher eckig, und reichen apikal nicht über das Limen hinaus.

Tabelle 12: Psittacini: Unterscheidungsmerkmale zwischen *Psittacus* und *Poicephalus*

Merkmale	<i>Psittacus</i>	<i>Poicephalus</i>
Lage der caudalen Gaumenleiste auf der Gaumenplatte	caudaler 1/4	caudaler 1/3
Abstand der Feilkerben, mm	0,7–0,8	<i>P. robustus</i> : 0,8; <i>P. senegalus</i> und <i>P. gulielmi</i> : 0,6
Schleimhaut der Zungenunterseite	meist ohne Papillen	verstreute Papillen angedeutet
Mündungen der paarigen Zungendrüse	etwas caudal vom Zungenflügelwinkel	auf Höhe des Zungenflügelwinkels
Mündungen der unpaaren Zungendrüsen (Tab. 10)	0	1–2
Mündung der Unterkieferdrüse	auf Dorsalkante des Drüsenkörpers	an Medialseite des Drüsenkörpers
caudaler Abschnitt der Zungenflügel, caudal bis	1/3 Larynxspalte	max. Anfang Larynxspalte

Die Choanenregion liegt ungefähr in derselben Ebene wie der unpaare Gaumen, obwohl die Querfalte einen etwas vorstehenden Wulst bildet. Der unpaare Abschnitt fehlt fast völlig, er beträgt nur 1/12 oder noch weniger der ganzen Choanenregion. Auch sind keine ventralen Mündungen der Choanendrüse vorhanden. Die Choanenfalten legen sich apikal nah aneinander, und die Choanenrandpapillen sind deutlich ausgebildet.

Auf der Gaumendrüse sind die Mündungen in paarigen Längsreihen angeordnet, die sich aber auf die apikale Hälfte der Drüsenregion beschränken. Der Übergang zum Oesophagus ist flach und nur locker mit Rachenpapillen besetzt.

4.3.6.2. Unterschnabel

(Tab. 9, 12)

Der Unterschnabel ist bei *Poicephalus* kürzer und höher als bei *Psittacus*; die Gonys ist aber stets deutlich gebogen. Bei *Poicephalus* sind Frontal- und Seitenflächen fast rechtwinklig gegeneinander abgebogen, bei *Psittacus* dagegen ist der

Unterschnabel meist rund. Der Dillenwinkel schneidet die Unterschnabelwurzel wenig bis mäßig ein, und der rhamphothekenfreie Abschnitt der Unterkiefersymphyse beträgt rund $1/4$ der Unterschnabellänge. Eine Kinnhöhle ist stets deutlich ausgeprägt.

Die *U n t e r s c h n a b e l s c h n e i d e* ist scharf, nach ventral leicht ausgeschnitten und durch einen deutlichen Ausschnitt von den Seitenrändern abgesetzt. Die Schnabelpapillen münden mit rundlichem bis längsovalen Querschnitt auf der lingualen Seite der Untersnabelschneide, ohne an die Schneidenkante heranzureichen.

4.3.6.3. Zunge

(Tab. 10, 11, 12)

Die Schleimhaut an der *Z u n g e n u n t e r s e i t e* ist quergefältelt, in seltenen Fällen sind Andeutungen vereinzelter Papillen zu erkennen. Der *M.genioglossus* ist weniger breit als bei den *Psittaculini*, tritt aber unter der Schleimhaut ebenfalls nicht in Erscheinung. Die Mündungen der Unterzungendrüse liegen ungefähr in der Mitte zwischen Zungen- und Nagelwurzel, gegenüber den Mündungen der paarigen Zungendrüse. Der Drüsenkörper reicht bis zum Anfang oder zur Hälfte der Larynxspalte. Der Schleimhautrand apikal des Nagels beträgt ein Drittel bis die Hälfte der Nagellänge.

Die *Z u n g e n s p i t z e* wird auf der Oberseite von den für die *Psittacinae* typischen Radiärrinnen modelliert (vergl. *Platycercini*, s. 4.3.4.3.).

Die Schleimhaut des *Z u n g e n r ü c k e n s* zeigt keine spezielle Strukturierung. Die paarigen Zungendrüsen münden am Seitenrand des Zungenrückens, bei *Psittacus* meistens etwas caudal vom Zungenflügelwinkel.

Apikaler und caudaler Abschnitt der *Z u n g e n f l ü g e l* sind ungefähr gleich lang; die Zungenpapillen sind deutlich ausgebildet. Der caudale Abschnitt ist am Ansatz tief eingeschnitten und liegt weit lateral; er ist mit großen Papillen bestreut und reicht bei *Psittacus* nach caudal bis zum ersten Drittel der Larynxspaltenlänge. Seitlich biegt er zur Hautfalte ab, die sich vom Unterkieferdrüsenwulst fortsetzt und von der er deutlich abgesetzt ist. Im Gegensatz zu den *Platycercini* und *Psittaculini* flankiert die Hautfalte die Larynxplatte nicht, sondern biegt rechtwinklig ab, verwächst mit der Schleimhaut der Mundhöhlenwand und führt als deutlicher Hautkamm bis zum Gaumen.

Die *U n t e r k i e f e r d r ü s e n k ö r p e r* sind durch eine tiefe Rinne vom Zungenkörper abgetrennt und reichen apikal bis zu den Mündungen der paarigen Zungendrüse sowie caudal bis zur Hälfte der Larynxspalte. Nur eine einzige Mündung ist ausgebildet, die bei *Psittacus* auf der Dorsalkante, bei *Poicephalus*

hingegen auf der medialen Seite des Drüsenkörpers liegt, so daß sich hier das Sekret in die Rinne zwischen Drüsenkörper und Zungenkörper ergießt.

Die unpaare Zungendrüse ist bei *Psittacus* vollständig zurückgebildet, bei *Poicephalus* sind ein bis zwei Mündungen vorhanden.

4.3.6.4. Schnabelschluß und Mundhöhle

Die Psittaci stimmen in den Lagebeziehungen zwischen Ober- und Unterschnabel und der Zunge mit den Psittaculini überein.

4.3.6.5. Diskussion

Die Psittacini unterscheiden sich anhand aller hier berücksichtigter morphologischer Merkmale von den Psittaculini (vergl. Tab. 8, 9, 11). Die Unterscheidungsmerkmale zwischen *Poicephalus* und *Psittacus* sind in Tab. 12 zusammengestellt. Im folgenden soll die phylogenetische oder adaptive Bedeutung bestimmter Strukturen diskutiert werden, indem die bei den beiden anderen Tribus gezeigten Entwicklungstendenzen berücksichtigt werden.

Die Gaumenplattenmodellierung der Psittacini weist durch die Ausbildung der caudalen Gaumenleiste Affinitäten zu jenen der Psittaculini und Platycercini auf, unterscheidet sich aber von ihnen durch das Fehlen der apikalen Leisten. Der kurze Wulst in der Nähe des Quervorsprungs, der bei vielen Individuen erkennbar ist, könnte als Restbildung einer Gaumenleiste interpretiert werden und möglicherweise darauf hindeuten, daß hier eine Reduktion ursprünglich vorhandener Strukturen vorliegt.

Die Choanenregion zeigt die als ursprünglich zu betrachtende Konfiguration (vergl. 5.1.1.; Abb. 37).

Wie bei den beiden anderen Tribus zeigt sich auch hier, daß der rhamphothekenfreie Abschnitt auf der Unterkiefersymphyse größer ist, wenn die Unterschnabelwurzel nur wenig vom Dillenwinkel eingeschnitten wird.

Die relativ kurze, stets mit einer einzigen Mündung versehene Unterkieferdrüse steht wahrscheinlich unter anderem im Zusammenhang mit der vorwiegend aus Samen und Nüssen bestehenden Diät. Durch die spezifische Lage der Mündung bei *Poicephalus*, bei der das Sekret in die Rinne zwischen Drüsenkörper und Zungenkörper gelangt, wird die Gleitfähigkeit der Schleimhautoberflächen erhöht. Dies bietet Vorteile bei der Zungenbewegung, da die tiefe Rinne als Verschiebungszone zwischen Zunge und Drüsenkörper dient. Diese Besonderheit

muß als ein abgeleitetes Merkmal betrachtet werden. Die bei *Psittacus*, als Ausnahme unter den Psittaci, erfolgte vollständige Zurückbildung der unpaaren Zungendrüse ist aber ebenfalls als eine sekundär entwickelte Merkmalsausprägung zu betrachten.

4.4. Psittrichadinae

4.4.1. Nahrung und Fressen

Im Freiland ernährt sich *Psittrichas* von Feigen, weichem Fruchtmarm verschiedener Baumfrüchte, großen Blüten (Rand & Gilliard 1959) und wahrscheinlich Nektar (Forshaw 1973). Iredale (1956) erwähnt als Nahrung weiche Früchte, z.B. Feigen. Timmis (1974) beobachtete ein Paar, das große rote Blüten und reife Feigen fraß.

In Gefangenschaft gelang es mir innerhalb von zwei Jahren trotz intensiver Bemühungen nicht, ein Individuum an Samenfutter zu gewöhnen. Hingegen wurden von allen Tieren Obst, Joghurt, Milch, halbflüssiger Getreidebrei mit verschiedenen Zusätzen, eingeweichtes Biskuit und ein krümeliges Hartei-Karotten-Biskuit-Gemisch gefressen. Diese Erfahrungen decken sich mit den Angaben von Havestadt (1930), Steinmetz (1934), Timmis (1974). Jager (1976 a, b) gelang die Aufzucht eines Jungen mit einer Brei-Frucht-Diät und Hundefutter.

Die Ernährungsweise von *Psittrichas* ist unter den Psittaci einzigartig. Früchte werden mit dem Schnabel aufgehoben und als ganzes in den Schnabel genommen. Mit dem Unterschnabel wird darauf, wenn nötig, ein mundgerechtes Stück abgebissen; der Rest wird fallengelassen. Ist an einem Fruchtstück die Schale noch vorhanden, z.B. Banane, Traube, so wird der Bissen mit der Schale gegen die Feilkerbenfläche in den Schnabel eingelegt und mit der Zunge an den Horngauken gepreßt, worauf sich die Unterschnabelschneide wie ein Keil zwischen Schale und Fruchtfleisch einsenkt. Die Schale wird nie verschluckt, sondern immer während des weiteren Schluckvorgangs ausgeworfen. Der Bissen wird darauf auf die Zungenspitze genommen. Nach ein bis zwei Öffnungs- und Schließbewegungen werden Ober- und Unterschnabel stark gehoben bzw. gesenkt. Gleichzeitig wird die Zunge zurückgezogen, die den Bissen dadurch bis in den vorderen Teil der Mundhöhle bringt. Darauf schiebt sich die Zunge unter dem Bissen nach vorn und preßt ihn entweder mit der schräg nach oben gerichteten Zungenspitze oder mit den hoch erhobenen Zungenflügeln in den Oesophagus. Während des ganzen Schlingvorgangs wird der Bissen nicht gekaut oder weiter zerkleinert, sondern höchstens etwas zusammengedrückt. (Wenn das Fruchtfleisch kleinere Samen enthält, z.B. bei Trauben, werden diese mitverschluckt und unverdaut wieder ausgeschieden.) Dabei kann die Zunge vollständig in die Mundhöhle zurückgezogen werden. Fruchtstückchen, die am Oberschnabelrand oder im Mundwinkel kleben geblieben sind, werden mit der Zunge sofort weggeleckt. Nach dem Fressen wird fast immer der Schnabel und der Kopf bis zu den Augen an einem Gegenstand, z.B. Ast, abgerieben. Um den Schnabel zu säubern, wird die Zunge seitlich

aus dem Schnabelspalt gestreckt. Dabei wird nur der Oberschnabel mit der Zungenspitze erreicht. Manchmal wird ein mit dem Schnabel aufgenommenes Fruchtstück auch in den Fuß genommen und anschließend ein Bissen nach dem anderen in der oben beschriebenen Weise verschlungen.

Am Ende einer Freßphase ist das Schnabelwetzen (Wagler 1832, Finsch 1867, Dilger 1960, Homberger & Ziswiler 1972) mit ausgeprägten Lateralbewegungen des Unterschnabels häufig zu beobachten. *Psitttrichas* unterscheidet sich in diesem Verhalten von den Loriinae, die nur selten beim Schnabelwetzen zu beobachten sind (vergl. Homberger & Ziswiler 1972). Obwohl *Psitttrichas* bei seiner Ernährung nicht viel Kraft aufwenden muß, ist er dennoch fähig, hartes Holz zu zernagen und zu entrinden, was auf eine kräftige Beißfunktion des Schnabels schließen läßt.

Die spärliche Kopfbefiederung von *Psitttrichas* steht im Zusammenhang mit seiner spezifischen Freßweise. Während die Federn der Scheitel-, Ohr- und Kinngegend mit einer — allerdings schwach ausgebildeten — Fahne versehen sind, sind sie an der Stirn-, Wangen- und Zügelgegend zu Borsten („bristles“ Lucas & Stettenheim 1972, Stettenheim 1974) reduziert. An den Kopfseiten ist eine dreieckige Fläche zwischen Unterschnabelwurzel und Ventralrand der Unterkieferäste sogar völlig frei von Federn, was besonders sinnvoll ist, weil die beim Fressen in erster Linie beschmutzte Region am Unterschnabel nicht mit der Zunge gesäubert werden kann und deshalb abgerieben werden muß.

4.4.2. Trinken

4.4.2.1. Bewegungsablauf

(Abb. 27)

Beim Senken des Kopfes ist der Schnabel bereits geöffnet, und die Zunge wird allmählich nach vorne geführt. Im Normalfall wird der Kopf senkrecht zur Flüssigkeitsoberfläche gerichtet. Die Oberschnabelspitze wird eingetaucht, der Unterschnabel hingegen oft deutlich oberhalb des Flüssigkeitsspiegels gehalten. Darauf wird die Zunge über die Unterschnabelschneide hinaus bis zur Hälfte der Feilkerbenfläche nach vorne gestreckt und dem Gaumen angelegt. Dabei ist die Zunge ungefähr bis zur halben Nagellänge eingetaucht. Die im Wasser eingetauchte Zungenspitze wird so weit vom Gaumen abgehoben, daß von außen ein Spaltraum zwischen Oberschnabel und Zunge zu erkennen ist. Das Abheben der Zunge setzt sich mundhöhlenwärts fort, wobei oberhalb des Flüssigkeitsspiegels kein Spalt zwischen Gaumen und Zunge zu sehen ist, so daß zum mindesten die Zungenränder stets mit dem Gaumen in Kontakt zu bleiben scheinen. In der gleichen Reihenfolge, d.h. von vorn nach hinten, wird die Zunge wieder dem Gaumen angepreßt. Dabei ist meistens im Augenblick der maximalen Abhebung der Zungenspitze der Zungenabschnitt hinter der Nagelwurzel am engsten an den

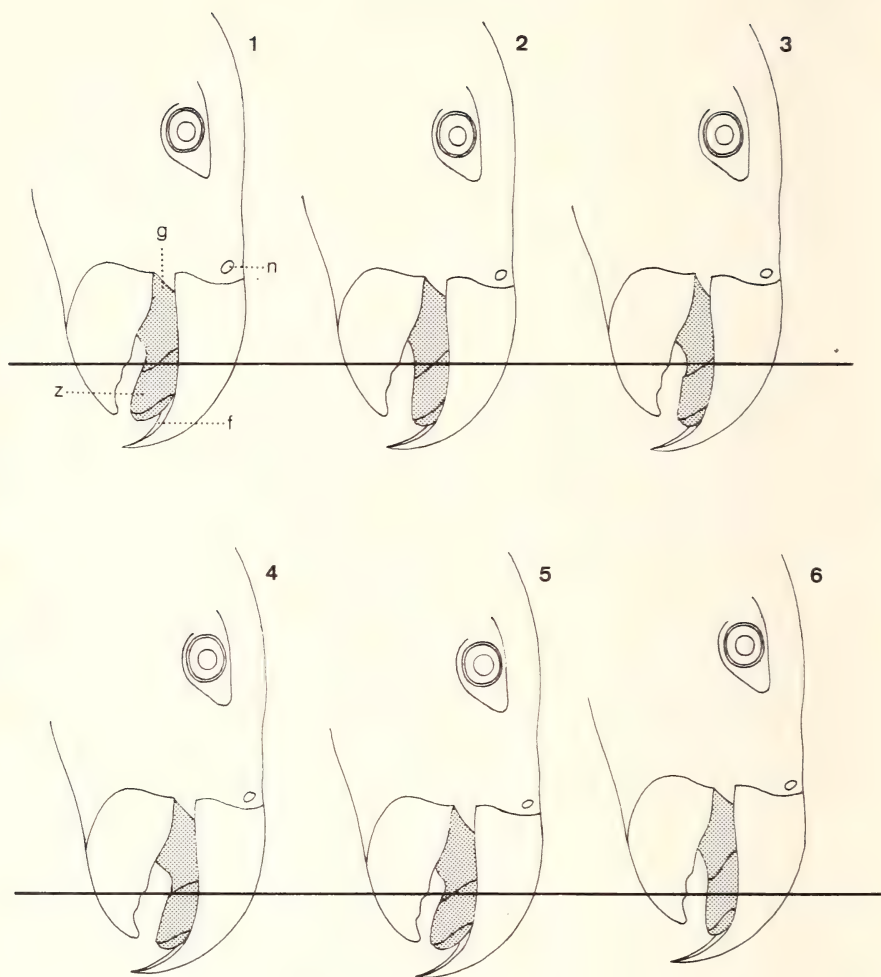


Abb. 27: Trinken der Psitttrichadinae (*Psitttrichas fulgidus*). 1—6: fortlaufende Numerierung der Einzelbilder, aufgenommen mit einer Filmgeschwindigkeit von 64 Bildern/sec. Punktraster: Zunge; f Feilkerbenfläche, g Andeutung der Gaumenlappen, n Nasenloch, z Zungennagel.

Gaumen gelegt, und umgekehrt. Beim Anpressen der Zunge an den Gaumen wird meist etwas Flüssigkeit an den Zungenrändern ausgedrückt. Während die Zungenspitze gaumenwärts bewegt wird, wird die ganze Zunge meist etwas zurückgezogen.

Schnabelbewegungen sind während des eigentlichen Trinkens oft deutlich ausgeprägt, wobei sich Ober- und Unterschnabel unabhängig voneinander bewegen. Die Oberschnabelbewegungen dienen offensichtlich dazu, den Abstand zwischen Gaumen und Zunge zu regulieren; so kann gelegentlich eine Annäherung zwischen Zunge und Gaumen hauptsächlich durch Senken des Oberschnabels zustandekommen und andererseits ein Abheben der Zunge vom Gaumen durch Heben des Oberschnabels.

Beim Heben des Kopfes bleibt der Schnabel weiterhin nach unten gerichtet, und der Schnabelöffnungswinkel wird kaum verändert. Es konnten auch dann keinerlei Schöpfbewegungen des Schnabels festgestellt werden, wenn der Unterschnabel im Wasser eingetaucht war.

4.4.2.2. Funktionelle Interpretation

Psittichas trinkt ausschließlich mit Hilfe der Zunge und des Oberschnabels. Dabei gelangt beim Abheben der Zungenspitze vom Gaumen Flüssigkeit in den Raum zwischen Zunge und Gaumen. Durch das anschließende, von vorne nach hinten ablaufende, wellenartige Andrücken der Zunge an den Gaumen, unter gleichzeitigem, leichtem Zurückziehen der Zunge, wird Flüssigkeit in die Mundhöhle gepumpt.

4.4.3. Morphologie

4.4.3.1. Oberschnabel und Gaumen

(Abb. 28, 29)

Der äußere Hornüberzug des Schnabels ist stark pigmentiert und sogar an den Schnabelrändern nicht durchsichtig. Die Hornschicht ist wesentlich dicker als bei den Loriinae. Etwas apikal vom Quervorsprung ist der Oberschnabelrand in einem weiten Bogen ausgeschnitten; am Übergang des Ausschnitts zum Gaumenplattenrand kann ein Zahn angedeutet sein. Gaumenplatte und Quervorsprung werden in der Seitenansicht völlig vom Oberschnabelrand verdeckt (Abb. 28).

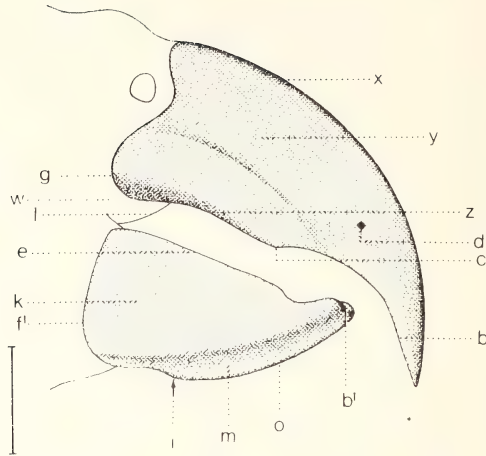


Abb. 28: *Psittrichas fulgidus*, Oberschnabel und Unterschnabel, Seitenansicht. b Feilkerbenfläche, b' Unterschnabelschneide, c' Zahn, d Quervorsprung, e Unterschnabelseitenrand, f' Unterschnabelwurzel, g Oberschnabelwurzel, i Dillenwinkel, k Seitenfläche des Unterschnabels, l Andeutung von Gaumenlappen, m Frontalfäche, o Gonys, w Schnabelwinkel, x Culmen, y Oberschnabelaußenseite, z Oberschnabelseitenrand. Maßeinheit: 10 mm.

Die Feilkerbenfläche weist Feilkerben auf, deren Ausprägungsgrad ungefähr derjenigen der Klasse C der Loriinae entspricht. Die Feilkerben verlaufen gewinkelt und folgen einander ziemlich regelmäßig im Abstand von 0,6 — 0,7 mm. Bei 3 Exemplaren war die Abbruchkante der Feilkerben leicht wellenförmig und bei 1 Exemplar scharf und geradlinig. Ein fünftes Exemplar zeigte deutliche Feilkerben mit einer „gezähnelten“ Abbruchkante, so als wären mehrere Einzelstufen aneinandergereiht. Apikal lösen sich die Feilkerben in diffus verteilte Einzelstufen auf, so daß die Oberfläche aufgeraut erscheint. Auf dem lebenden Gewebe sind die Feilkerben als zarte Leisten präformiert.

Der Quervorsprung ist als scharfe, senkrechte Stufe ausgebildet. Nach der Seite hin verflacht er und endet in deutlichem Abstand zum Oberschnabelrand. Das unterlagernde lebende Gewebe bildet mehrere Reihen dünner Schnabelpapillen aus.

Die Gaumenplatte ist auffallend stark gewölbt (Abb. 29B). Im vorderen Drittel der sonst völlig glatten Oberfläche ist ein schmaler Längskamm ausgebildet, der vor dem Quervorsprung in einer Spitze endet.

Die Grenze zwischen Gaumenplatte und weichem Gaumen ist scharf. Ein Limen ist jedoch nicht ausgebildet, so daß das Horn der Gaumenplatte stufenlos in die Schleimhaut des außerordentlich langen unpaaren Gaumens übergeht, der eine glatte und relieflose Oberfläche zeigt.

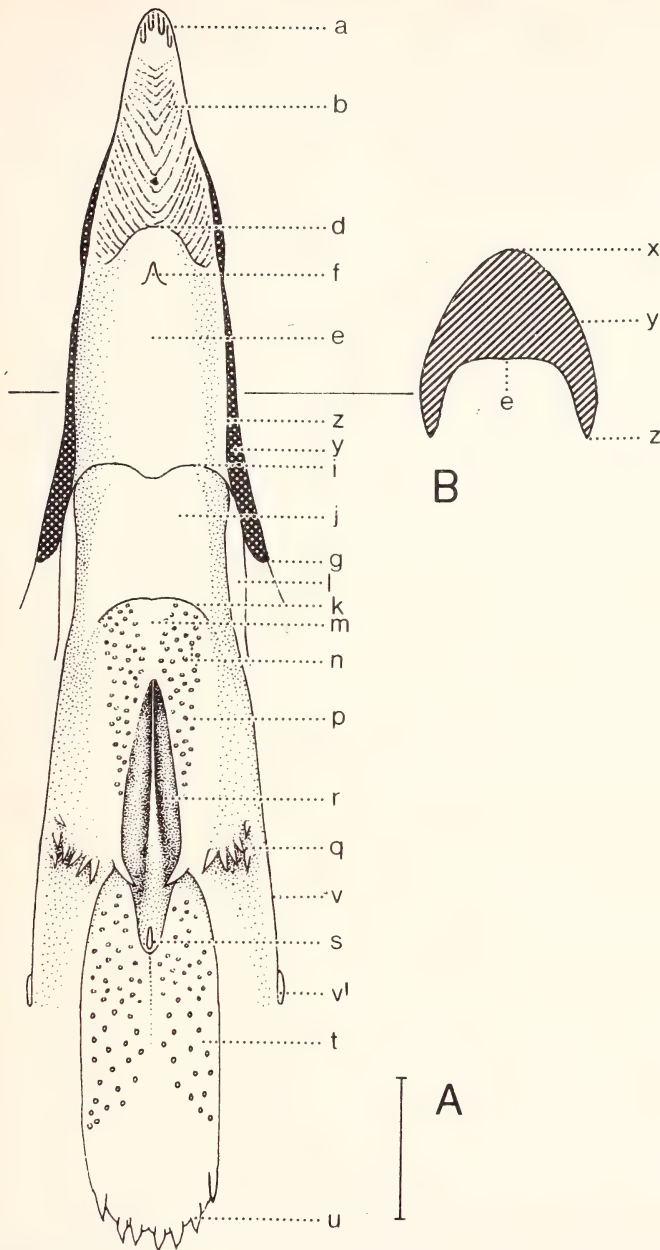


Abb. 29: *Psittirichas fulgidus*, A Gaumen, B Querschnitt durch Oberschnabel. a Mündungen der Schnabelpapillen, b Feilkerben, d Quervorsprung, e Gaumenplatte, f Längskamm, g Rhamphothekenwurzel, i Grenze zwischen Gaumenplatte und unpaarem Gaumen, j unpaarer Gaumen, k Querfalte, l Andeutung der Gaumenlappen, m unpaarer Abschnitt der Choanenregion, n ventrale Mündungen der Choanendrüse, p Choanenfalten, q Gaumenpapillen, r Choanenspalte, bzw. Orbitalmulde, s Infundibularspalte, t Gaumendrüse mit Drüsenmündungen, u Rachenpapillen, v ventraler Rand des Os palatinum, v' aboraler Fortsatz des Os palatinum, x Culmen, y Schnabelaußenseite, z Schnabelseitenrand. Maßeinheit: 10 mm.

Die *G a u m e n l a p p e n* sind so schwach ausgeprägt, daß sie lediglich an ihrer polsterartigen Verdickung zu erkennen sind. Sie überragen die Ventralkante der Palatina, denen sie aufsitzen, nur um rund 2 mm. Der unpaare Gaumen wird caudal von der Querfalte abgeschlossen, die nur aus einem nach caudal umgelegten Hautkamm besteht.

Das vordere Viertel der *C h o a n e n r e g i o n* wird vom unpaaren Abschnitt eingenommen. Die Choanenfalten sind schmal und treffen spitzwinklig aufeinander. Choanenrandpapillen fehlen. Je 4—6 nebeneinanderstehende Papillen bilden eine etwas unregelmäßige Gaumenpapillenreihe, die den caudalen Abschluß der Choanenfalten darstellt. Die Choanendrüsenmündungen befinden sich in großer Zahl auf der Ventralseite der ganzen Choanenregion und entlang der Choanenfaltenränder. Ein schmaler Schleimhautstreifen auf der medianen Längsachse des unpaaren Abschnitts ist frei von Drüsenmündungen und trennt die paarigen Drüsenkomplexe. Apikal verteilen sich die Mündungen noch auf der ganzen Breite der Choanenfalten, nach hinten konzentrieren sie sich aber immer mehr auf die Randregion und treten in der Nähe der Gaumenpapillenreihe sogar auf den Randbereich der dorsalen Seite über.

Nur das hintere Fünftel der *G a u m e n d r ü s e n r e g i o n* ist frei von Drüsenmündungen. Im vorderen Viertel und neben der Infundibularspalte sind die relativ kleinen Mündungen besonders dicht gestreut. Nach caudal werden sie größer und tendieren nach lateral. Der caudale Rand der Gaumendrüse ist wulstig, bildet jedoch keine Falte und ist auch nicht durch eine besonders deutliche Rachenpapillenreihe hervorgehoben.

4.4.3.2. Unterschnabel

(Abb. 28)

Der Unterschnabel erscheint lang und flach. Die Gonys ist meistens schwach gebogen, ausnahmsweise kann sie auch gerade sein. Die Frontalfläche ist apikal gerundet, nach caudal hingegen ist sie gegenüber den Seitenflächen abgewinkelt. Da der Dillenwinkel die Unterschnabelwurzel sehr tief ausschneidet, ist die Gonys auffallend kurz. Im Gegensatz zu den übrigen Psittaci (excl. Loriculinae) wird die Kinnhaut am Dillenwinkel nicht auf die Dorsalseite des Unterkiefers umgeschlagen, so daß keine Kinnhöhle ausgebildet ist. Der rhamphothekenfreie Abschnitt auf der Dorsalseite der Unterkiefersymphyse ist sehr kurz ($1/7$ bis $1/9$ der Unterschnabellänge) und bietet am Caudalrand gerade noch Platz für die Mulde, in der der *M. genioglossus* entspringt.

Die *U n t e r s c h n a b e l s c h n e i d e* ist stumpf, nach ventral ausgeschnitten und durch einen Ausschnitt und einen zahnartigen Vorsprung deutlich vom Seitenrand abgehoben. Die Schnabelpapillen der Unterschnabelschneide mün-

den mit rundlichem bis ovalem Querschnitt an der lingualen Kante der Schneide. Die Unterschnabelschneide wird hauptsächlich von der äußeren Hornschicht gebildet.

4.4.3.3. Zunge

(Abb. 30)

Die Schleimhaut der *Zungenunterseite* ist quergefältelt und völlig frei von Papillen. Der ziemlich flache *M.genioglossus* tritt unter der Schleimhaut nicht in Erscheinung. Er entspringt am Rand des Dillenwinkels, wobei einige Muskelfasern sogar auf die Subcutis der Kinnhaut übergreifen. Die Unterzungendrüse mündet auf halber Strecke zwischen Zungenwurzel und Nagelwurzel, d.h. ungefähr gegenüber der Zungenpapillenreihe. Der Drüsenkörper ist etwas aufgetrieben und reicht caudal bis gegenüber dem apikalen Viertel der Larynxspalte. In Ruhestellung steht die schleimhautbedeckte Zungenunterseite fast senkrecht auf der Unterkiefersymphyse, und die vom Nagel umfaßte Zungenspitze ist fast rechtwinklig abgebogen, so daß der ganze Zungenkörper ungefähr waagrecht liegt. Bei zurückgezogener Zungenstellung wird die schleimhautbedeckte Zungenunterseite waagrecht nach hinten gelegt, so daß es den Anschein erregt, als sei ein häutiger Mundhöhlenboden ausgebildet. Dies umso mehr, weil bei *Psittichas* der rhamphothekenfreie Abschnitt der Unterkiefersymphyse extrem kurz ist und deshalb die Zunge nicht unterlagert.

Die *Nagelwurzel* verläuft median quer zur Zungenlängsachse, lateral zieht sie schräg nach caudal. Der auffallend lange Nagel reicht apikal nicht ganz bis an den Vorderrand der Zunge; er umfaßt die Zungenseiten, greift aber nicht auf die Zungenoberseite über.

Die *Zungenspitze* ist lang und flach und kaum vom Zungenrücken abzugrenzen, sie ist aber nie muldenförmig vertieft wie bei anderen Psittaci (s. 5.1.3.). Die Schleimhautoberfläche ist median mit zarten Längsrinnen strukturiert, die gegen die Seitenränder schräg abzweigen und sich apikal radiär verzweigen. Weiter caudal ist die Schleimhautoberfläche des Zungenrückens strukturlös. Die paarigen Zungendrüsen besitzen zahlreiche Mündungen, davon befinden sich 2 bis 6 in der Nähe des Zungenflügelwinkels, die übrigen 8 bis 10 Mündungen gruppieren sich entlang der Lateralränder des Zungenrückens. Die Ausdehnung der Drüsenkörper ist unter der Schleimhautoberfläche nicht erkennbar.

Die massiven *Zungenflügel* sind median tief eingeschnitten. Die konischen Zungenpapillen sind klein und einheitlich. Der caudale Abschnitt der Zungenflügel ist mit einzelnen Papillen besetzt; er ist schmal und setzt lateral an. Nach hinten geht er in eine Hautfalte über, die den Larynx bis zur halben Länge flankiert.

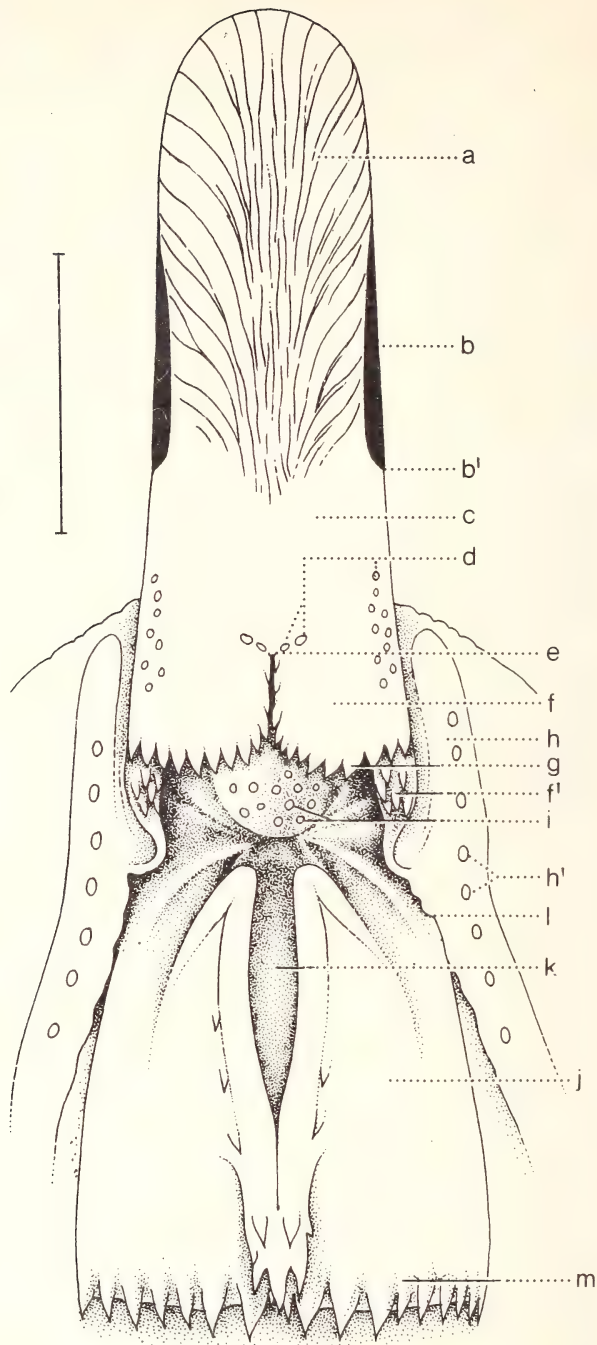


Abb. 30: *Psittrichas fulgidus*, Zunge. a Zungenspitze, b Nagel, b' Nagelwurzel, c Zungenrücken, d Mündungen der paarigen Zungendrüse, e Zungenflügelwinkel, f apikaler Abschnitt, f' caudaler Abschnitt der Zungenflügel, g Zungenpapillen, h Unterkieferdrüse, h' Mündungen der Unterkieferdrüse, i Mündungen der unpaaren Zungendrüse, j Larynxplatte, k Larynxspalte, m Larynxpapillen. Maßeinheit: 10 mm.

Der Körper der Unterkieferdrüse ist an den Zungenkörper angeschmiegt und reicht caudal bis zur Hälfte der Larynxspalte und apikal, je nach Stellung der Zunge, ungefähr bis zum Zungenflügelwinkel. Der dorsale Rand der Drüse liegt viel tiefer als der Zungenrücken. Eine große Anzahl Drüsenmündungen (6 bis 12) befindet sich in regelmäßigen Abständen auf der dorsalen Kante des Drüsenkomplexes.

Der Zungengrund wird fast völlig von der unpaaren Zungendrüse eingenommen. Direkt hinter dem Zungenflügelwinkel befinden sich 1 bis 3 hügelige Erhebungen mit je einer Mündung. Dahinter wölbt sich bis zum Larynxspaltenanfang ein rundlicher Hügel vor, auf dem bis zu 20 Mündungen dicht und unregelmäßig angeordnet sind.

Die flache Larynxplatte trägt nur vereinzelte, kleine Papillen und endet caudal in einem wulstigen Rand mit ziemlich schwach ausgebildeten Larynxpapillen.

4.4.3.4. Schnabelschluß und Mundhöhle

Bei normaler Okklusion ist zwischen Oberschnabel und Unterschnabel keine Lücke vorhanden. An der Wurzel umfaßt der Unterschnabelrand knapp den Oberschnabelrand. Der nach vorn schmaler werdende Unterschnabel wird ungefähr auf halber Länge vom Oberschnabelrand umfaßt, so daß die Unterschnabelschneide völlig vom Oberschnabel verdeckt wird. Wegen der nur schwachen Biegung der Gonys trifft die Unterschnabelschneide fast senkrecht auf die Feilkerbenfläche auf und wird deswegen quer angeschliffen.

Der gesamte weiche Gaumen ist wenig länger als Zunge und Larynx zusammen. In Ruhestellung liegt der Zungenflügelwinkel gegenüber dem unpaaren Gaumen.

4.4.4. Diskussion

Bei *Psittrichas* sind Feilkerben stets erkennbar (vergl. auch Finsch 1867, hingegen Reichenow 1913, Smith 1975). Sie sind allerdings schwach ausgebildet, und die Ausprägung variiert individuell. Diese Variabilität ist kaum auf unterschiedliche mechanische Beanspruchung zurückzuführen, da von allen bekannten Exemplaren nur weiches Futter aufgenommen worden ist. Vielmehr deutet sie auf eine in Rückbildung begriffene Struktur hin. Da *Psittrichas* seine Nahrung nicht bearbeitet, ist eine erhöhte Griffigkeit der Feilkerbenfläche, wie sie durch die Ausbildung von Feilkerben entsteht, von untergeordneter Bedeutung.

Die für *Psittrichas* charakteristische Gaumenmorphologie ist als Adaptation an die schlingende Ernährungsweise zu interpretieren und bildet auch die Voraus-

setzung für die spezifische Trinkmethode. Die relieflose Gaumenplatte und der stufenlose Übergang zwischen Gaumenplatte und unpaarem Gaumen ermöglichen dem Nahrungsbrocken ein widerstandsloses Gleiten in die Mundhöhle. Durch die speziell niedrigen Gaumenlappen wird der Eingang zur Mundhöhle seitlich weniger eingeschränkt als bei den anderen Psittaci. Die zahlreichen Drüsenmündungen auf der Ventralseite der ganzen Choanenregion und der Gaumendrüse bewirken eine Verteilung des mukösen Drüsensekretes auf einer breiteren Fläche, was die Gleitfähigkeit des Nahrungsbrockens stark erhöht.

Für das saugend-pumpende Trinken bilden die glatte Gaumenplatte, der stufenlose Übergang zwischen Gaumenplatte und weichem Gaumen, sowie die hohe Wölbung der Gaumenplatte mit den steilen Oberschnabelrändern die strukturelle Grundlage. Dadurch kann die Zunge gleichmäßig und dicht an den Gaumen angelegt werden.

Obwohl die Choanenspalte weit ist, fehlen eigenartigerweise die Choanenrandpapillen vollständig. Wahrscheinlich besteht beim Verschlucken der zusammenhängenden, mit dem Sekret der Choanendrüsen beschichteten Nahrungsissen weniger die Gefahr, daß einzelne Nahrungspartikel in die Orbitalmulde gelangen, so daß Choanenrandpapillen überflüssig sind oder sich sogar störend beim Schlingvorgang auswirken würden.

Im Gegensatz zu den Loriinae sind die Gaumen- und Larynxpapillenreihen relativ schwach ausgebildet und sitzen nicht einer Falte, sondern nur einem wulstartigen Absatz auf. Es hat sich gezeigt, daß diese Struktur den Rückfluß von Wasser aus dem Oesophagus nicht verhindern kann, falls das Individuum beim Trinken mit dem Kopf nach unten hängt.

Die Besonderheiten der *Psittichas*-Zunge sind als Anpassungen an die spezifische Ernährungsweise zu verstehen. Da die Nahrung vor dem Verschlucken nicht bearbeitet wird, ist eine differenziertere Strukturierung und eine besondere Beweglichkeit der Zungenspitze nicht unbedingt erforderlich. Vielmehr ist es von Vorteil, wenn die Zunge möglichst kräftig ist, damit sie die ziemlich großen Nahrungsstücke in die Mundhöhle transportieren kann. Dabei dürfte der außerordentlich lange Nagel der Zungenspitze zusätzliche Festigkeit verleihen. Auch die speziell mündungsreiche paarige Zungendrüse ist funktionell bedeutsam. Weil bei *Psittichas* der Zungenrücken beim Verschlucken der Nahrung eine größere Rolle spielt als bei den anderen Psittaci, ist eine stärkere Verteilung des schleimigen Drüsensekrets sinnvoll, vor allem dann, wenn die Zunge unter dem Nahrungsbrocken nach vorne geschoben werden muß.

Die spezifische Ausbildung der Zungenflügel und des Zungengrundes steht wiederum im Zusammenhang mit dem Schluckvorgang. Um die großen Nahrungsstücke in den Oesophagus pressen zu können, müssen die Zungenflügel sehr stark angehoben werden, wobei der schmale caudale Abschnitt eine Hautreserve darstellt und gedehnt wird. Bei dieser speziellen Art des Schluckens ist auch die massive Ausbildung der Zungenflügel nötig. Außerdem gibt die auffallend voluminöse unpaare Zungendrüse ein Sekret ab, das der Reinigung dieses Zungenbereiches dienen kann.

4.5. Loriculinae

4.5.1. Nahrung und Fressen

Die Loriculinae ernähren sich im Freiland von weichen Früchten, Beeren, Nektar und Samen (Forshaw 1973). *Loriculus vernalis* wird sehr häufig in blühenden Bäumen beobachtet, *L.philippensis* scheint vermehrt auf Nektar angewiesen zu sein, und von *L.galgulus* wird vermutet, daß er auch kleine Insekten aufnimmt.

In Gefangenschaft ist ihre Nahrungswahl sehr vielseitig und gleicht derjenigen der Loriinae. Alle drei untersuchten Arten fraßen halbflüssigen Getreidebrei mit verschiedenen Zusätzen, Milch, Joghurt, Früchte, ein krümeliges Karotten-Hartei-Biskuit-Gemisch, Mehlwürmer, Ameisenpuppen, sowie Hirse und Glanzsamen. *L.galgulus* frißt zusätzlich bedeutende Mengen von Sonnenblumensamen. Obwohl die Diät der *Loriculus*-Arten zum größten Teil aus Weichfutter besteht, scheint das Samenfutter einen wichtigen Bestandteil zu bilden. Allerdings nimmt der Samenanteil an der gesamten Diät von *L.galgulus* über *L.vernalis* zu *L.philippensis* ab. Spee (1976) bemerkte, daß seine *L.philippensis* überhaupt keine Samen fraßen und *L.galgulus* nur am Anfang. Aber nach eigenen Erfahrungen nehmen *Loriculus* spp. nur dann ausschließlich Weichfutter auf, wenn dieses sehr süß zubereitet worden ist und sie sich deshalb zuerst an ihm sattessen.

Kleinere Samen (Hirse, Glanzsamen) werden zwischen Oberschnabel und Unterschnabelschneide erfaßt und aufgehoben. Darauf bewegt sich der Unterschnabel mehrmals sehr schnell auf und ab, so daß der Eindruck entsteht, das Samenkorn werde zum Schälen nur gequetscht. Die Schale fällt schließlich aus dem Schnabel. Der Kern wird vor dem Verschlucken in kleinere Stücke zerkaut. Die Bewegungsabläufe von Zunge und Schnabel können dabei nicht genau verfolgt werden, weil der Schnabel nur wenig geöffnet wird und der Oberschnabel den Unterschnabelrand verdeckt. Größere Samen (Sonnenblumensamen) werden quer in den Schnabel genommen, mit den für die Papageien üblichen Unterschnabelbewegungen geschält (s. 3.1., Abb. 1) und nach intensivem Kauen geschluckt. Sehr oft werden Sonnenblumensamen zuerst mit dem Schnabel aufgenommen und darauf in den Fuß genommen, wo die Schale streifenweise mit dem Schnabel abgelöst wird. Zum Schälen können Samen auch mit dem Fuß auf die Unterlage gepreßt werden (s. auch Buckley 1968).

Von Früchten werden zuerst Stückchen abgebissen, indem sich die Oberschnabelspitze an der Oberfläche festhakt und sich die Unterschnabelschneide in das Fruchtfleisch einsenkt. Dabei kann die Zunge entweder völlig in die Mundhöhle zurückgezogen sein oder die Fruchtoberfläche abtasten. Der Bissen wird darauf zwischen Unterschnabelschneide und Oberschnabel mit schnellen Bewegungen zerdrückt und der austretende Saft aufgeleckt. Zum Schluß wird das entsaftete Stück mit heftigem Kopfcucken aus dem Schnabel geschleudert („head-flicking movement“ Buckley 1968).

Dickflüssiger Brei wird nicht „getrunken“, sondern durch eine schnelle Beißbewegung mit dem Ober- und Unterschnabel aufgenommen. Mehlwürmer werden quer in den Schnabel genommen und durchgenibbelt, der leere Chitinpanzer wird darauf aus dem Schnabel geworfen. Mehrmals wurde beobachtet, wie *L. vernalis* den Wurm im Fuß hielt und das Innere mit dem Schnabel ausdrückte.

Alle beobachteten Spezies benutzen den Fuß zum Festhalten von Nahrung, aber nur *L. galgulus* und *L. vernalis* führen Futterstücke mit dem Fuß zum Schnabel.

4.5.2. Trinken

4.5.2.1. Bewegungsablauf

(Abb. 31)

Der Schnabel ist während des Kopfsenkens leicht geöffnet, wobei die Zunge im Schnabelspalt meist sichtbar und etwas vorgestreckt ist. Wie bei *Psittrichas* ist der Kopf während des Trinkens senkrecht zur Flüssigkeitsoberfläche gerichtet. Die Oberschnabelspitze wird eingetaucht, der Unterschnabel hingegen deutlich oberhalb des Flüssigkeitsspiegels gehalten. Falls dieser für den trinkenden Vogel etwas zu hoch liegt, z.B. bei einem hohen Trinkgefäß, wird auch der Unterschnabel etwas in die Flüssigkeit eingetaucht und der Kopf leicht schräg gehalten.

Während des Trinkens können zwei Bewegungsweisen der Zunge unterschieden werden, die oft innerhalb der gleichen Trinkphase abwechselnd auftreten. Bei der sog. einfachen Vor-Rück-Bewegung wird die Zunge nach vorne geführt, indem sie dem Gaumen entlang gleitet. Beim Zurückziehen wird die Zunge gleichzeitig vom Gaumen weg in Richtung Unterschnabel gezogen. Bei *L. galgulus* und *L. vernalis* wurde beobachtet, daß die Zunge sowohl vollständig in die Mundhöhle zurückgezogen als auch oft in die Flüssigkeit getaucht wurde. *L. philippensis* führt diese Bewegung bedeutend seltener aus; in kürzeren Trinkphasen fehlt sie sogar meistens. Bei ihm ist die Bewegung auch weniger rhythmisch, und ein Eintauchen der Zungenspitze in die Flüssigkeit konnte nicht eindeutig festgestellt werden. Im allgemeinen wird die einfache Vor-Rück-Bewegung der Zunge oft auch in den Pausen zwischen den einzelnen Trinkphasen bei aufgerichteter Kopfhaltung ausgeführt.

Die andere Bewegungsweise der Zunge entspricht der saugend-pumpenden Zungenbewegung von *Psittrichas* (s. 4.4.2.1.).

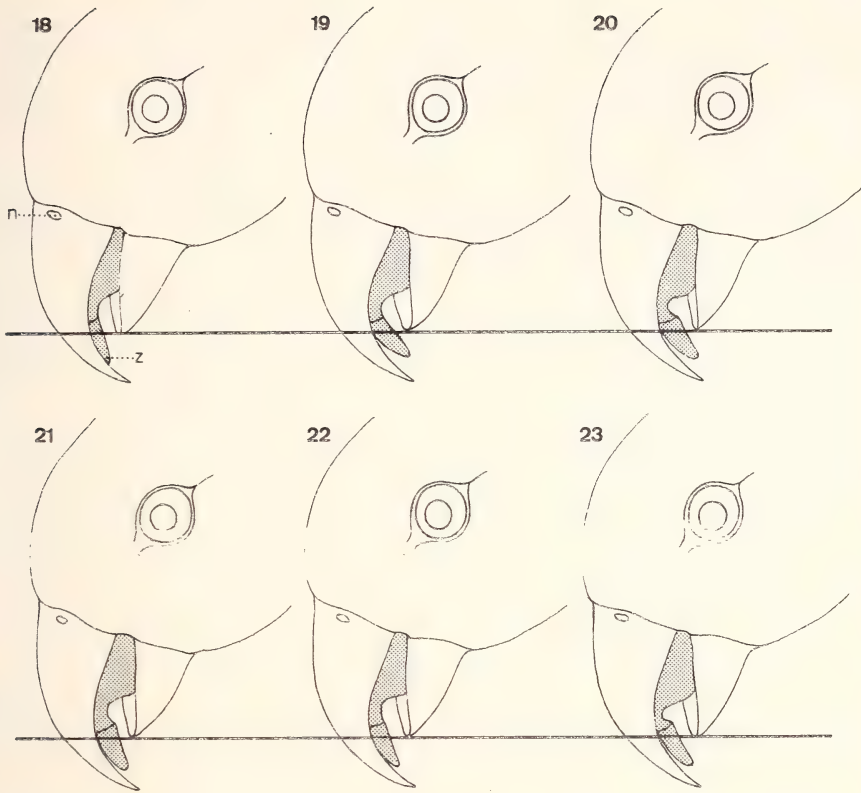


Abb. 31: Trinken der Loriculinae (*Loriculus philippensis*). 18–23: fortlaufende Numerierung der Einzelbilder, aufgenommen mit einer Filmgeschwindigkeit von 64 Bildern/sec. Punktraster: Zunge; n Nasenloch, z Zungennagel.

4.5.2.2. Funktionelle Interpretation

Die *Loriculus*-Arten trinken ausschließlich mit Hilfe der Zunge und des Oberschnabels.

Mit der einfachen Vor-Rück-Bewegung der Zunge ist eine Flüssigkeitsaufnahme nur denkbar als ein Schlucken der an der eingetauchten Zungenspitze haftenden Flüssigkeitsmenge (Prinzip des Zungenbenetzens). Beim Vergleich der drei untersuchten Arten fällt auf, daß die Häufigkeit der einfachen Vor-Rück-Bewegung während des Trinkvorgangs bei *L. galgulus* größer ist als bei *L. philippensis*. In längeren Trinkphasen (ca. 1–4 sec) tritt die einfache Vor-Rück-Bewegung abwechselnd mit der saugend-pumpenden Bewegung auf. In kürzeren Trinkphasen (ca. 1/2 sec) tritt sie jedoch nur zu Beginn und am Ende auf.

Die saugend-pumpende Zungenbewegung dagegen konnte bei allen drei untersuchten Arten in jeder Trinkphase beobachtet werden. *L. philippensis* bewegt seine Zunge beim Trinken sogar fast ausschließlich auf diese Weise. Die saugend-pumpende Trinkmethode ist für die Loriculinae als charakteristisch zu betrachten.

Da die einfache Vor-Rück-Bewegung der Zunge vor allem in Verbindung mit der saugend-pumpenden Zungenbewegung auftritt und für die Flüssigkeitsaufnahme wenig effizient erscheint, könnte man dazu neigen, sie nur als eine Bewegung der „Trinkeinleitung“ (s. 3.2.) zu betrachten. Gegen diese Interpretation spricht jedoch die Regelmäßigkeit und die, zumindest bei *L. galgulus*, längere Dauer der Vor-Rück-Bewegungen. Aus diesem Grunde drängt sich die Vermutung auf, daß bei bestimmten *Loriculus*-Arten die ursprünglichen Bewegungen der Trinkeinleitung zu eigentlichen Trinkbewegungen geworden sein könnten.

Buckley (1968) beschreibt die Trinkbewegungen von *L. galgulus* und *L. vernalis* als ähnlich zu denjenigen der *Agapornis*-Arten. Sie betont hingegen, daß der Kopf nach dem Trinken nie nach oben gehalten wird „as it is when passerines drink“. Diese Aussage basiert nur auf Direktbeobachtung, durch die der Unterschied zwischen den bei den Arten beider Gattungen sichtbaren Zungenbewegungen nur mühsam zu erkennen ist.

4.5.3. Morphologie

4.5.3.1. Oberschnabel und Gaumen

(Abb. 32, 33; Tab. 13)

Die Hornoberfläche der Schnabellaußenseite ist glatt, glänzend und zeigt keine Abschlüferungen. Der Oberschnabelrand ist scharf und gebogen, ohne einen Zahnausschnitt oder Zahn auszubilden (Abb. 32).

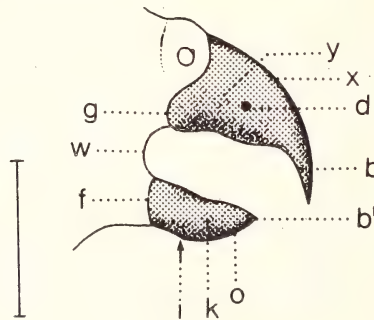


Abb. 32: *Loriculus galgulus*, Oberschnabel und Unterschnabel, Seitenansicht. b Feilkerbenfläche, b' Unterschnabelschneide, d Quervorsprung, f Unterschnabelwurzel, g Oberschnabelwurzel, i Dillenwinkel, k Unterschnabellaußenseite, o Gonys, w Schnabelwinkel, x Culmen, y Oberschnabellaußenseite. Maßeinheit: 10 mm.

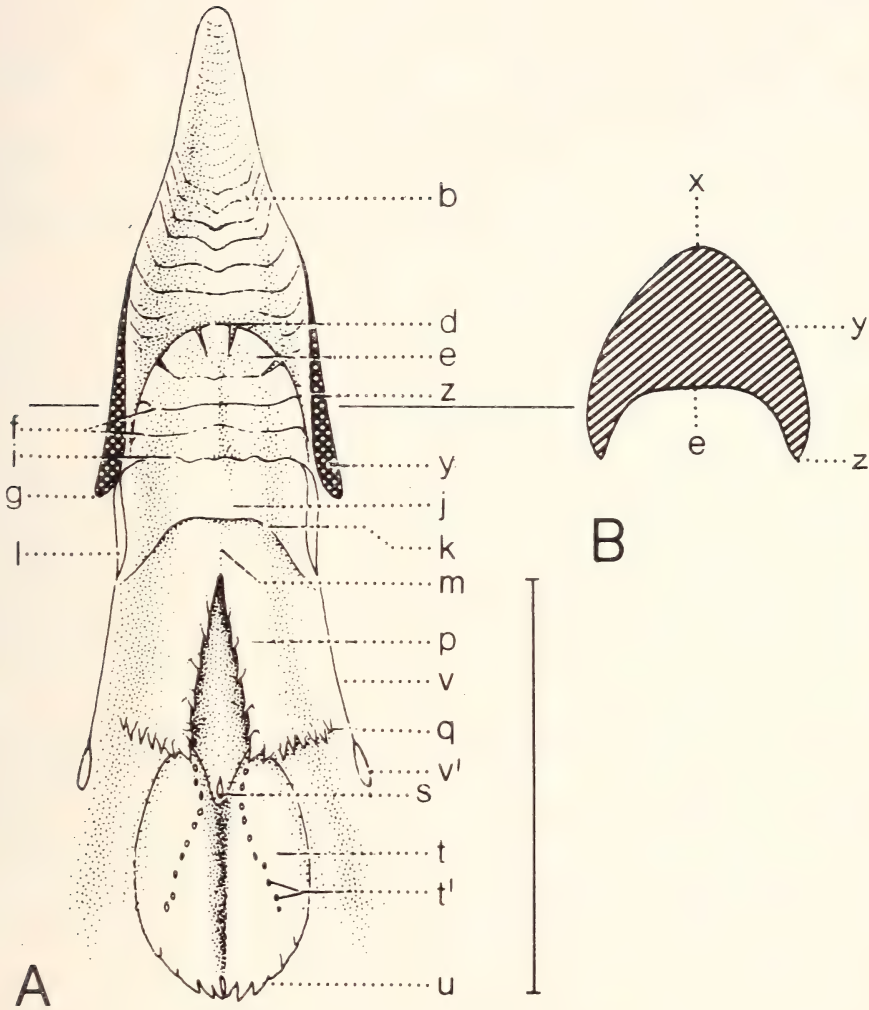


Abb. 33: *Loriculus galgulus*, A Gaumen, B Querschnitt durch Oberschnabel. b Feilkerben, d Quervorsprung, e Gaumenplatte, f Gaumenleisten, g Rhamphothekenwurzel, i Grenze zwischen Gaumenplatte und unpaarem Gaumen, j unpaarer Gaumen, k Querfalte, l Andeutung eines Gaumenlappens, m unpaarer Abschnitt der Choanenregion, p Choanenfalten, q Gaumenpapillen, s Infundibularspalte, t Gaumendrüse, t' Mündungen der Gaumendrüse, u Rachenpapillen, v ventraler Rand des Os palatinum, v' aboraler Fortsatz des Os palatinum, x Culmen, y Schnabelaußenseite, z Schnabelseitenrand. Maßeinheit: 10 mm.

Die Feilkerben sind eher flach gewinkelt, scharf, stufig und deutlich. Der Abstand zwischen ihnen beträgt zwischen 0,4 und 0,5 mm. Nach der Spitze zu lösen sie sich in sehr schwach ausgeprägte Einzelstufen auf, so daß die Oberfläche aufgeraut erscheint. Der caudale Teil der Feilkerbenfläche liegt in der gleichen Richtung wie die Gaumenplatte, im Gegensatz zu den übrigen Psittaci, bei denen die Feilkerbenfläche gegenüber der Gaumenplatte abgebogen ist. Das lebende Gewebe unter der Feilkerbenfläche weist kein Relief auf.

Der Quervorsprung ist sehr flach und ist mit radiären Einkerbungen versehen. Er ist gegenüber dem angedeuteten Zahnausschnitt weit nach caudal versetzt. Seitlich reicht er nicht bis zum Seitenrand, sondern biegt nach caudal ab und verläuft parallel zum Seitenrand bis zur Rhamphothekenwurzel.

Die Oberfläche der Gaumenplatte ist glatt und glänzend. Sie wird auf der ganzen Länge von einem flachen medianen Hornwulst durchzogen. Die 2 (*L.philippensis*) oder 3 (*L.vernalis*, *L.galgulus*) querverlaufenden bis schwach gewinkelten Gaumenleisten sind als abgerundete Stufen ausgebildet. Auf dem unterlagernden lebenden Gewebe sind sie präformiert.

Die Grenze zwischen Gaumenplatte und unpaarem Gaumen ist scharf und stufenlos. Ein Limen ist nicht ausgebildet. Der unpaare Gaumen liegt in derselben Ebene wie die Gaumenplatte und weist kein Relief auf, er ist jedoch wesentlich kürzer als derjenige von *Psittacus*. Die Querfalte ist bei *L.galgulus* nur als Hautkamm andeutungsweise ausgebildet, bei *L.vernalis* und vor allem bei *L.philippensis* hingegen ist sie viel tiefer, jedoch dünn und straff gespannt. Die Gaumenlappen sind flach und schwach entwickelt; nur bei *L.philippensis* sind sie lappenförmig.

Bei *L.galgulus* und *L.vernalis* beträgt der unpaare Abschnitt ein Viertel der ganzen Choanenregion, bei *L.philippensis* aber nur ein Fünftel. Dafür liegen die Choanenfalten bei *L.philippensis* apikal nah aneinander, und die Choanenrandpapillen sind ineinander verzahnt. Auffallenderweise trägt der relativ lange unpaare Choanenabschnitt keine ventrale Choanendrüsenmündungen. Die Choanenrandpapillen und die auf der Choanenregion verstreuten Papillen sind bei *L.philippensis* am deutlichsten ausgeprägt und bei *L.galgulus* stark zurückgebildet, jedoch noch sichtbar. Die Gaumenpapillen sind sehr klein und regelmäßig.

Die Gaumendrüse weist relativ große Mündungen auf, die in paarigen Reihen seitlich der Infundibularspalte angeordnet sind. Das caudale Drittel trägt keine Mündungen. Eine tiefe Falte, die sehr große Rachenpapillen trägt, markiert die Grenze zum Oesophagus.

Tabelle 13: Loriculinae: Unterscheidungsmerkmale zwischen *L. galgulus*, *L. vernalis* und *L. philippensis*

	<i>Loriculus galgulus</i>	<i>Loriculus vernalis</i>	<i>Loriculus philippensis</i>
Diätanteil der Sämereien (Gefangenschaft)	bedeutend, mit Sonnenblumensamen	nur kleine Sämereien	nur kleine Sämereien
Schnabelfarbe	schwarz	rot-orange	rot-orange
Schnabel	lang	länger	sehr lang
Gaumenplatte und unpaarer Gaumen	breit	schmal	schmal
Anzahl Gaumenleisten	3	3	2
Querfalte	angedeutet	deutlich	sehr tief
Gaumenlappen	stark reduziert	schwach ausgebildet	deutlich lappig
Choanenregion; unpaarer: paariger Abschnitt	1:3	1:3	1:4
Choanenrandpapillen und Papillenbesatz der Mundschleimhaut	stark reduziert	schwach entwickelt	deutlich
Zungenproportionen	breit, kürzer	schmal, mittellang	schmal, lang
Längenverhältnis; Zungenkörper: Larynxplatte	ca. 1		> 1
Nagel	lang	länger	sehr lang
Zungenspitze	ohne Papillen	höchstens mit Andeutungen von Papillen	mit deutlichen Papillen
Zungenpapillen	schwach ausgeprägt	deutlich ausgeprägt	deutlich ausgeprägt
Unterkieferdrüse	3 Mündungen	3 Mündungen	4 Mündungen
unpaare Zungendrüse	1 Mündung	1 Mündung	zahlreiche Mündungen

4.5.3.2. Unterschnabel

(Abb. 32)

Der Unterschnabel erscheint lang und flach, die Gonys ist deutlich nach oben gebogen. Die Frontalfläche ist gegenüber den Seitenflächen abgerundet. Die Unterschnabelwurzel wird vom Dillenwinkel tief ausgeschnitten, und eine Kinnhöhle ist nicht ausgebildet. Der rhamphothekenfreie Abschnitt der Unterkiefersymphyse beträgt rund ein Viertel der Unterschnabellänge.

Die *Unterschnabelschneide* ist ziemlich stumpf und geht nach hinten ohne Ausschnitt in die Seitenränder über. Die Schnabelpapillen münden mit rundlichem Querschnitt direkt auf der Unterschnabelschneide.

4.5.3.3. Zunge

(Abb. 34; Tab. 13)

Die Zunge ist bei *L. philippensis* wesentlich länger als bei den beiden anderen Arten, wobei *L. galgulus* die kürzeste Zunge besitzt (Tab. 13). Die Schleimhaut der *Zungenunterseite* ist quergefältelt und trägt keine Papillen. Die Unterzungendrüse mündet in der Mitte (*L. galgulus*, *L. vernalis*) oder im unteren Drittel (*L. philippensis*) zwischen Zungenwurzel und Nagelwurzel. Ihr Drüsenkörper ist sehr groß und reicht bis gegenüber dem Larynxspaltenende.

In Ruhestellung liegt die Zunge so im Unterschnabel, daß die schleimhautbedeckte Zungenunterseite stark gefältelt und flach nach hinten führt.

Der *Nagel* ist lang und reicht bis zum Vorderrand der Zungenspitze. Er umfaßt die Seiten der Zungenspitze, ohne auf die Oberseite überzugreifen. Bei *L. philippensis* ist er am längsten, bei *L. galgulus* am kürzesten.

Auf der Oberseite ist die *Zungenspitze* gegenüber dem Zungenrücken nicht abzugrenzen. Eine deutliche Medianrinne zieht vom Zungenflügelwinkel bis zum Vorderrand der Zungenspitze. Entlang den Seitenrändern und dem Vorderrand sind deutliche Radiärrinnen in regelmäßigen Abständen ausgebildet. Bei *L. philippensis* sind apikal stummelförmige Papillen in Reihen zwischen den Radiärrinnen angeordnet (vergl. auch Güntert & Ziswiler 1972). Bei *L. vernalis* sind höchstens einzelne Andeutungen solcher Papillen zu finden, während bei *L. galgulus* die Schleimhaut glatt ist. Die Mündungen der paarigen Zungendrüse befinden sich etwas apikal vom Zungenflügelwinkel am Rand des Zungenrückens.

Die *Zungenflügel* sind deutlich eingeschnitten. Die Zungenpapillen von *L. philippensis* und *L. vernalis* sind deutlicher ausgebildet als bei *L. galgulus*. Der sehr schmale caudale Abschnitt setzt lateral an und geht in die larynxflankierende Hautfalte über, die sich caudal vom Unterkieferdrüsenwulst fortsetzt.

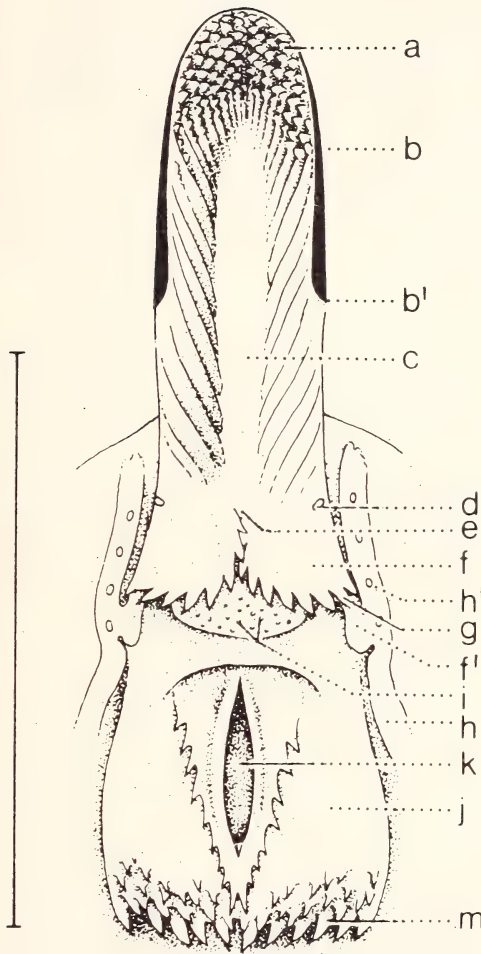


Abb. 34: *Loriculus philippensis*, Zunge. a Zungenspitze mit stummelförmigen Papillen, b Nagel, b' Nagelwurzel, c Zungenrücken, d Mündung der paarigen Zungendrüse, e Zungenflügelwinkel, f apikaler Abschnitt, f' caudaler Abschnitt der Zungenflügel, g Zungenpapillen, h Unterkieferdrüse, h' Mündungen der Unterkieferdrüse, i Mündungen der unpaaren Zungendrüse, j Larynxplatte, k Larynxspalte, m Larynxpapillen. Maßeinheit: 10 mm.

Die Unterkieferdrüse ist durch eine tiefe Rinne vom Zungenkörper abgetrennt. Der Drüsenkörper reicht apikal bis zu den Mündungen der paarigen Zungendrüsen und caudal bis zur halben Larynxspaltenlänge. Bei *L.galgulus* und *L.vernalis* wurden je 3, bei *L.philippensis* 4 Drüsenmündungen gefunden.

Die unpaare Zungendrüse von *L.philippensis* erinnert an jene von *Psittichas*, indem sie sich auf dem Zungengrund vorwölbt und zahlreiche Mündungen aufweist. Bei *L.vernalis* und *L.galgulus* ist sie flacher und trägt nur eine Mündung.

Eine deutliche, caudal gerichtete Falte mit großen Larynxpapillen begrenzt die Larynxplatte gegenüber dem Oesophagus.

4.5.3.4. Schnabelschluß und Mundhöhle

An der Wurzel sind Ober- und Unterschnabel gleich breit, weiter apikal wird der Unterschnabel vom Oberschnabel umfaßt. Bei normaler Okklusion bleibt keine Lücke zwischen Ober- und Unterschnabel bestehen.

Wegen der deutlichen Biegung der Gonys und der fast horizontalen Richtung der Feilkerbenfläche in der Nähe des Quervorsprungs trifft die Unterschnabelschneide beinahe senkrecht auf die Feilkerbenfläche auf. Die Unterschnabelschneide wird dadurch mit den Schnabelpapillen quer angeschliffen und bleibt stumpf.

Der gesamte weiche Gaumen ist ungefähr so lang wie Zunge und Larynx zusammen. In Ruhestellung liegt der Zungenflügelwinkel gegenüber der mittleren Länge der Choanenspalte und bei *L.galgulus*, wie bei den übrigen Psittaci, auf der Höhe des Schnabelwinkels; bei *L.philippensis* dagegen ist er stark nach caudal versetzt.

4.5.4. Diskussion

Trotz größter Homogenität in den äußeren Merkmalen (allgemeine Erscheinung, Körpergröße, Gefieder) hat innerhalb der Loriculinae eine beträchtliche Radiation stattgefunden, die sich anhand der Ernährung, der Trinkbewegungen und der Morphologie des Nahrungsaufnahmeapparates feststellen läßt (Tab. 13). *L.galgulus* scheint eher den granivoren Typ darzustellen, *L.philippensis* dagegen den spezialisierten nektarivoren Typ (Tab. 14). *L.vernalis* nimmt in jeder Hinsicht eine Zwischenstellung ein und ist nicht etwa stärker an die Granivorie angepaßt als *L.galgulus*, wie Buckley (1968) dies aufgrund des Verhaltens annahm.

Die Morphologie der Loriculinae zeigt mehrere Besonderheiten, die sich aber nur zum Teil funktionell interpretieren lassen, da die Freßbewegungen nicht genau analysiert werden konnten.

Der stufenlose Übergang zwischen Gaumenplatte und weichem Gaumen sowie die flache, einheitlich geformte Zunge mit der medianen Längsrinne bilden die Voraussetzungen, um Flüssigkeit mit saugend-pumpenden Zungenbewegungen aufnehmen zu können.

Die stummelförmigen, unbeweglichen Papillen an der Spitze der extrem langen Zunge von *L.philippensis* können kaum dem Aufbürsten von Pollen oder der Wasseraufnahme dienen (vergl. Loriinae, *Lathamus*; und 5.2.3.). Möglicherweise liegt aber der Vorteil dieser Strukturierung in der erhöhten Griffigkeit der Schleimhautoberfläche, was sich beim Auflecken von Pollen als günstig erweisen dürfte. Von diesem Standpunkt aus scheint *L.philippensis* stärker an die Nektarvorie angepaßt zu sein als *L.vernalis* oder gar *L.galgulus*. Der sehr lange Nagel, der bis an den Vorderrand der Zunge reicht, wirkt dabei wahrscheinlich wiederum als Unterstützung und Festigung des langen Zungenkörpers.

Die tiefe, wulstige Falte mit den deutlichen Rachenpapillen am caudalen Rand der Gaumendrüse und die ebenfalls deutliche Falte am caudalen Rand der Larynxplatte tragen wahrscheinlich dazu bei, den Rückfluß von Flüssigkeit aus dem Oesophagus zu verhindern; und zwar in ähnlicher Weise wie bei den Loriinae (s. 4.2.4.). Ein solcher Verschlößmechanismus erscheint für die Loriculinae von besonderer Wichtigkeit, da sie sich viel häufiger als andere Papageien mit dem Kopf nach unten hangen lassen und in dieser Stellung auch in der Lage sind, zu fressen und zu trinken.

5. DISKUSSION

5.1. Vergleichende Morphologie

In den speziellen Kapiteln konnte an vielen Strukturen gezeigt werden, daß sie in Anpassung an eine bestimmte Diät und an eine bestimmte Methode der Nahrungsaufnahme entwickelt worden sind. Es gibt aber auch Strukturen, die (noch) nicht funktionell-adaptiv interpretiert werden konnten, jedoch für Gruppen- oder Gattungsdiagnosen verwendbar sind. Und bei gewissen Merkmalen können sogar anhand ihrer verschiedenen Ausprägungsstufen Entwicklungsreihen aufgestellt werden.

Während in den speziellen Kapiteln die morphologischen Verhältnisse je nach Homogenität der betreffenden Unterfamilie mehr in funktionell-adaptiver oder auch aus phylogenetisch-evolutiver Sicht diskutiert wurden, soll hier die Bedeutung der nach ihrer Lagebeziehung homologen Strukturen für alle hier behandelten Papageien vergleichend erläutert werden. Dies ist vor allem deswegen notwendig, weil so gezeigt werden kann, ob bestimmte Merkmalsausprägungen als

Verwandtschaftskriterien zwischen bestimmten Gruppen oder Arten gelten können, oder ob sie Spezialisationserscheinungen verkörpern, die manchmal von mehreren Gruppen unabhängig voneinander konvergent oder parallel entwickelt worden sind. Denn Merkmale, die als Adaptation an eine bestimmte Funktion zu interpretieren sind, können sicher in vielen Fällen als gruppencharakterisierende Kriterien verwendet, jedoch nur unter bestimmten Voraussetzungen als Argument in der Diskussion um verwandtschaftliche Beziehungen herangezogen werden.

5.1.1. Gaumen

Feilkerben

Feilkerbenartige Strukturen sind bei allen Papageien vorhanden, es lassen sich jedoch verschiedene Ausprägungen unterscheiden.

Deutlich ausgeprägte Feilkerben sind bei den Cacatuinae und Psittacinae ausgebildet und als Adaptation an das Öffnen und Schälen von Samen und Nüssen zu verstehen. Sie bewirken eine erhöhte Griffigkeit der Feilkerbenfläche, was das Festhalten von Nahrungsstücken während der Bearbeitung wesentlich erleichtert. Dem Aufraspeln von harten Nußschalen (vergl. u.a. Kolar 1968) können sie indessen nicht dienen, da sie nicht scharf und hart genug sind (vergl. auch Homberger & Ziswiler 1972). Eine solche Funktion ist aber auch nicht notwendig, da größere Arten sogar sehr harte Nüsse mit der Unterschnabelschneide spalten können. Außerdem ist ein direkter Zusammenhang zwischen Feilkerbenausprägung und der Härte der bevorzugten Samen und Nüsse nicht belegbar. *Cacatua*-Spezies z.B. zeigen eher abgerundete Feilkerben, obwohl sie in besonderem Maße fähig sind, Nüsse zu öffnen. Die kleineren, nur samenfressenden *Nymphicus* und *Melopsittacus* hingegen haben unabhängig voneinander hohe, weit auseinanderstehende, scharfe Feilkerben entwickelt.

In der unterschiedlichen Ausbildung des lebenden Gewebes unter der Hornschicht unterscheiden sich die Cacatuinae strikte von den Psittacinae. Während die Feilkerben der Psittacinae wie bei anderen Papageien meist von je einer Leiste lebenden Gewebes unterlagert werden, zeichnen sich jene der Cacatuinae durch die Unterlagerung von je einer Reihe fingerförmiger Papillen aus. Dieser Unterschied am lebenden Gewebe bewirkt auch ein grundlegend verschiedenes Hornwachstum. Es zeigt sich also, daß den Feilkerben zwei verschiedene Entwicklungsprinzipien zugrunde liegen, von denen das eine für die Cacatuinae charakteristisch ist.

Der im Gegensatz zu den Cacatuinae meist ununterbrochene Verlauf der Feilkerben ist ein typisches Merkmal der Psittacinae. Bei ihnen können zwei Muster unterschieden werden, nämlich das gewinkelte und das quengerichtete. Wie bereits erwähnt (vergl. 4.3.4.5.), werden Samen während der Bearbeitung durch

gewinkelt verlaufende Feilkerben wirksamer am Seitwärts-Abgleiten gehindert als durch querverlaufende. Der deshalb vom quergerichteten abzuleitende, gewinkelte Feilkerbenverlauf ist wahrscheinlich mehrmals, mindestens aber von den Platycercini und Psittaculini je unabhängig voneinander entwickelt worden, denn querverlaufende Feilkerben sind bei den ursprünglicheren Arten sowohl der Platycercini (*Neopsephotus*) als auch bei den von diesen strikte getrennten Psittaculini (*Agapornis pullaria*, *A. cana*) zu finden. Analog zur Winkelung der Feilkerben der meisten Psittacinae hat *Melopsittacus* unabhängig von diesen durch die schräg apikolateral weisenden Schenkel der caudalsten Feilkerbe und des Quervorsprungs einen ähnlichen Effekt erzielt (Abb. 35).

Reduzierte Feilkerben sind für die Loriinae und für *Psittirichas* charakteristisch. Beide sind stark an eine nichtgranivore Lebensweise angepaßt; die Loriinae nehmen Pollen mit der Zungenspitze auf, *Psittirichas* verschlingt weiche Früchte ohne vorangehende Zerkleinerung oder Bearbeitung. Deshalb konnten hier auch die ursprünglich im Zusammenhang mit der Granivorie evoluierten Feilkerben reduziert werden (vergl. 5.2.). Ihre große individuelle Variabilität ist kennzeichnend für Strukturen, die sich auf dem Wege der Rückbildung befinden.

Quervorsprung

Der Quervorsprung kann ebenfalls als Adaptation an eine Ernährungsweise gedeutet werden, bei der die Nahrung zuerst geschält und bearbeitet werden muß. Er dient als Widerlager und Angriffskante beim Fixieren des Nahrungsstückes zwischen Ober- und Unterschnabel. Obwohl der Quervorsprung in seinem Verlauf und in der Form weitgehend von der Unterschnabelschneide abhängig ist und umgekehrt, stellt er nicht nur eine vom Unterschnabel aus dem Gaumenhorn passiv herausgearbeitete Struktur dar, sondern ist eine Eigenstruktur des Gaumens, mit einer spezifischen Unterlage von lebendem Gewebe, das sich mit seinen fingerförmigen Papillen deutlich von seiner Umgebung abhebt. Nur die Oberflächenstruktur wird von der Unterschnabelschneide, z.B. während des Schnabelwetzens, herausmodelliert. Dieser Zusammenhang ist besonders gut an deformierten Schnäbeln (infolge von Verletzungen oder Mangelercheinungen) zu erkennen, bei denen der Unterschnabel nicht in normaler Stellung, sondern schräg auf den Gaumen auftrifft, und bei denen sich der Quervorsprung in der Folge völlig dem schiefen Verlauf der Unterschnabelschneide angepaßt hat. Da sich also Quervorsprung und Unterschnabelschneide in ihrem Verlauf und in der Form gegenseitig beeinflussen, bleiben sie stets aufeinander abgestimmt und können beim Samenschälvorgang als funktionelle Einheit wirken.

Gaumenplatte

Die Gaumenplatte steht meist nur indirekt in einem funktionellen Zusammenhang mit der Nahrungsaufnahme, da Samen und Früchte zwischen Feilkerbenfläche, Quervorsprung und Unterschnabelschneide bearbeitet und mit der Zunge in die Mundhöhle befördert werden oder Pollen und Fruchtsäfte mit der Zungen-

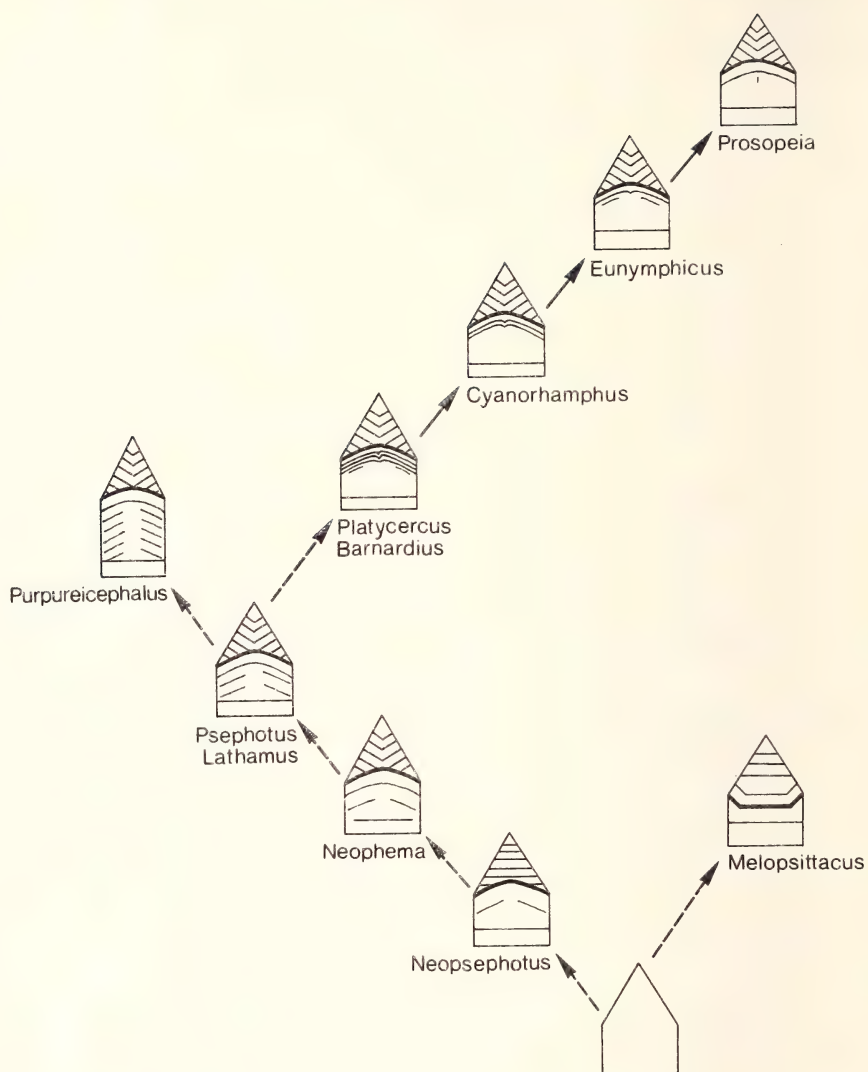


Abb. 35: Evolution des Feilkerben- und Gaumenleistenmusters der Platycercini.

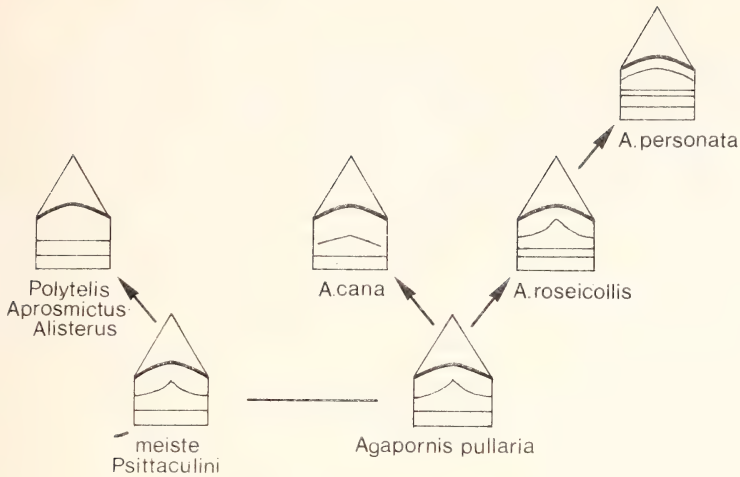


Abb. 36: Evolution des Gaumenleistenmusters bei den Psittaculini.

spitze aufgelegt werden. Wohl deshalb konnten bei den Papageien schon während ihrer ersten Radiationsphasen verschiedenste Oberflächenstrukturen entwickelt werden, die heute als Gruppenindiz gelten können. So können die Cacauiinae anhand der Gaumenplatten-Merkmale klar von den übrigen Psittaci abgetrennt werden, da sowohl das unterlagernde lebende Gewebe als auch die Oberflächenstruktur und die allgemeine Form eine spezifische Ausbildung zeigen. Die Gaumenplatten der Loriinae, Psittacinae und Loriculinae sind alle mit Gaumenleisten strukturiert, die einzelnen Unterfamilien unterscheiden sich jedoch aufgrund der Gaumenplattenform, der Beschaffenheit der Hornoberfläche und der Leistenstruktur. Das Gaumenleistenmuster erweist sich als ein geeignetes Merkmal für die Bündelung von Gattungen der Psittacinae, aber auch der Loriinae. Oft kann dieses Muster sogar mit seinen verschieden hohen Differenzierungsstufen für phylogenetische Ableitungen einzelner Gattungen herangezogen werden. Solche Ableitungen können einerseits Reduktionsreihen, wie z.B. *Platycercus*—*Cyanoramphus*—*Eunymphicus* (Abb. 35), Loriinae—*Trichoglossus iris*, oder andererseits Reihen zunehmender Differenzierung sein, wie z.B. *Agapornis* spp. (Abb. 36). *Psittirichas* hingegen nimmt insofern eine Sonderstellung ein, als bei ihm während des Schlingaktes die Nahrung stets funktionell mit der Gaumenplatte in Kontakt kommt; auch ist die spezifische, glatte Gaumenplattenoberfläche an die besondere Freßweise angepaßt, indem sie dem nach hinten gleitenden Nahrungsbrocken keinen Widerstand entgegensetzt.

Verbindungshaut

Die Verbindungshaut ist eine charakteristische Struktur der Cacatuinae, Loriinae und bestimmter Platycercini. Sie wird durch ihre topographische Lage zwischen Gaumenplatte und unpaarem Gaumen definiert und unterscheidet sich aufgrund ihrer Schleimhautbeschaffenheit vom unpaaren Gaumen. Sie kann aber unterschiedlich ausgebildet sein und verschiedene Funktionen ausüben. Bei den Cacatuinae beispielsweise dient sie vor allem als Verbindung zwischen dem caudalen Rand der Gaumenplatte und dem nicht in der gleichen Ebene und meist wesentlich tiefer liegenden unpaaren Gaumen. Da sie sich deshalb der artspezifischen Gestalt der Gaumenplatte anpassen muß, ist auch ihre Ausdehnung entsprechend variabel. Bei den Loriinae sind die Verhältnisse ganz anders: Hier ist die Verbindungshaut konstant als senkrechte Stufe ausgebildet, so daß der unpaare Gaumen nach ventral vorragt. An ihm können die Papillen der Zungenspitze abgestrichen werden; diese funktionell bedingten Lageverhältnisse bedingen wiederum eine konstante Ausbildung der Verbindungshaut. Innerhalb der Platycercini hingegen läßt sich eine fortschreitende Reduktion der Verbindungshaut verfolgen. Die aufgrund anderer Merkmale als primitiv bewerteten *Melopsittacus* und *Neopsephotus* besitzen eine als Stufe ausgeprägte Verbindungshaut, während innerhalb der Gattung *Neophema* eine Reduktion von stufiger Ausbildung zu einem gespannten, glatten Häutchen stattfindet. Während die extrem ausgebildete Verbindungshaut von *Melopsittacus* mit seiner spezialisierten Lebensweise in Zusammenhang gebracht werden kann, fehlt den abgeleiteteren Platycercini und den übrigen Psittacinae eine stufenbildende Verbindungshaut. Sie scheint deshalb, zumindest innerhalb der Psittacinae, ein ursprüngliches Merkmal darzustellen.

Limen

Limen, unpaarer Gaumen und Gaumenlappen sind nicht immer scharf voneinander abzugrenzen und zeigen stets dieselbe Schleimhautstruktur. Meist ist das Limen als einfacher Wulst am Apikalrand des unpaaren Gaumens ausgebildet. Auffallenderweise ist es stets dann von Papillen besetzt, wenn eine stufige Verbindungshaut vorhanden ist, z.B. Cacatuinae, Loriinae, *Melopsittacus*, *Neopsephotus*, *Neophema*. Seltener trägt es auch dann Papillen, wenn die Verbindungshaut fehlt, z.B. bei *Neophema pulchella*, *N.splendida*, *Agapornis pullaria*, *A.cana*, die alle ursprünglichere Arten ihrer Verwandtschaftsgruppen darstellen. Dennoch ist ein papillenbesetztes Limen nicht einfach als primitiv zu werten, denn Papillen können auch sekundär entwickelt worden sein, wie bei *Polytelis alexandrae*, die eine abgeleitete Form darstellt. Sowohl bei *Psittirichas* als auch bei *Loriculus* fehlt ein Limen, so daß der Übergang vom Horngaumen zum weichen Gaumen wohl deutlich, aber stufenlos ist. Während diese spezielle Konfiguration des Gaumens bei *Psittirichas* und *Loriculus* eine Voraussetzung für saugend-pumpendes Trinken darstellt, ist sie bisher nur bei *Psittirichas* primär als eine Adaptation an seine schlingende Freßweise zu deuten.

Unpaarer Gaumen

Der unpaare Gaumen ist stets so breit, daß der Zungenrücken genau hineinpaßt und seitlich von den Gaumenlappen eingefast wird. Die Längen-Breiten-Propportionen und die Oberflächenstruktur des unpaaren Gaumens sind meist gruppentypisch (Tab. 17, 22). Bei den Loriinae und bei *Lathamus* ragt der unpaare Gaumen nach ventral vor, so daß an ihm die papillenbesetzte Zungenspitze abgestreift werden kann. Bei den Loriinae wird diese Lage des unpaaren Gaumens durch die spezielle Ausbildung der Verbindungshaut erreicht, bei *Lathamus* hingegen durch dessen spezifisches Oberflächenrelief und durch das tief faltenförmige Limen, das entfaltet werden kann und dann eine Stufe zwischen Gaumenplatte und unpaarem Gaumen bildet (vergl. Tab. 15).

Gaumenlappen

Wie bei den Platycercini dargestellt (4.3.4.5.), sind die Gaumenlappen als „Wangenbildungen“, d.h. als seitlicher Abschluß der Schnabelhöhle, zu interpretieren. Da die Gaumenlappen nicht mit dem Unterkiefer verbunden sind und wegen der caudalen Einbuchtung der Gaumenplatte nach apikal über die Oberschnabelwurzel hinausreichen, wird der Schnabelspalt seitlich bis weit zwischen die Rhamphotheken abgeschlossen. Dies geschieht jedoch ohne Verkleinerung des Schnabelöffnungswinkels, der bei Papageien wegen des sehr kurzen Mundwinkels ohnehin relativ klein ist. Es hat sich nun gezeigt, daß die Gaumenlappen bei ausgesprochenen Samenspezialisten oft vergrößert sind, z.B. Platycercini (excl. *Neopsephotus* und *Melopsittacus*), *Polytelis*, *Agapornis*, *Nymphicus*. Gerade bei der Ernährung mit trockenen Samen erscheint ein wangenartiger, seitlicher Abschluß besonders zweckmäßig. Bei weniger spezialisierten Arten sind die Gaumenlappen mäßig bis schwach entwickelt. Scheinbar im Widerspruch zur beobachteten Tendenz, daß Samenfresser wangenartige Strukturen entwickeln, sind bei den *Cacatua* spp. die Gaumenlappen sehr schwach ausgeprägt. Bei ihnen wird die Wangenfunktion jedoch von den hohen, auch den unpaaren Gaumen einfassenden Seitenrändern des Oberschnabels übernommen. Hingegen sind die Gaumenlappen bei *Psittichas* fast völlig zurückgebildet, um den für die schlingende Ernährungsweise ohnehin relativ schmalen Mundhöhleneingang etwas zu erweitern. Die Gaumenlappengröße scheint also zumindest in ihren Extremformen ein adaptives Merkmal darzustellen. Eine bestimmte Größe kann aber mittels verschiedener Formen erreicht werden, so daß es hier unter Umständen möglich ist, anhand der unterschiedlichen Form eine konvergent entwickelte Vergrößerung der Gaumenlappen zu erkennen, z.B. Platycercini und *Polytelis alexandrae*. In einigen Fällen ist die Gaumenlappenform bei mehreren, nahverwandten Arten nahezu konstant geblieben und kann hier als gruppencharakterisierendes Merkmal verwendet werden, z.B. Platycercini (außer *Neopsephotus* und *Melopsittacus*), *Agapornis* spp., oder sogar als zusätzliches Kriterium für die Zuordnung systematisch umstrittener Formen, z.B. im Falle von *Lathamus*.

Choanenregion

Die Konfiguration der Choanenregion ist wahrscheinlich das Merkmal, von dem am sichersten zu entscheiden ist, ob es als ursprünglich oder abgeleitet gelten kann. Wie definiert, beginnt die Choanenregion hinter der Querfalte und endet caudal gleichzeitig mit den Choanenfalten. Befindet sich der Choanenwinkel nahe der Querfalte, so schließen die Choanenfalten apikal meist nah aneinander, wodurch verhindert wird, daß Nahrungstücke in die inneren Choanenöffnungen gelangen. Diese Konfiguration ist bei den Cacatuinae festzustellen; aber auch *Neopsephotus* und *Neophema* unter den Platycercini, sowie *Agapornis* und *Prioniturus* unter den Psittaculini und die Psittacini weisen die primitivere Choanenkonfiguration auf. Bei vielen Arten ist nun vor dem Choanenwinkel ein unpaarer Abschnitt vorhanden, der mehrmals unabhängig voneinander entwickelt worden ist. Als Indiz dafür können die unterschiedlichen, für nahverwandte Gattungen charakteristischen Anordnungen der ventralen Choanendrüsenumündungen gelten. Wie bereits bei den Platycercini (4.3.4.5.) und Psittaculini (4.3.5.5.) erwähnt, ist die Entstehung des unpaaren Abschnitts auf ein medianes Verwachsen der Choanenfalten zurückzuführen, wodurch die inneren Choanenöffnungen noch besser geschützt werden. Die ursprünglich auf der dorsalen Seite der Choanenfaltenränder liegenden Mündungen der Choanendrüsenumündungen wurden im Verlaufe dieser Entwicklung nach ventral auf den unpaaren Choanenabschnitt verlagert. Bei *Psittichas* und den Loriinae, die die größte Anzahl ventraler Mündungen aufweisen, stehen diese eindeutig in einem funktionellen Zusammenhang; bei *Psittichas*, um die Gleitfähigkeit des Nahrungsbrockens zu erhöhen, bei den Loriinae, um die Zungenspitzenpapillen zu reinigen. Bei den Psittacinae hingegen scheint der Vorteil der abgeleiteten Choanenkonfiguration vor allem auf dem teilweisen Verschuß der Choanenspalte und weniger auf dem Vorhandensein ventraler Drüsenumündungen zu beruhen. Denn obwohl bei den Platycercini eine Zunahme der ventral gerichteten Mündungen gleichsinnig mit der fortschreitenden Verwachsung der Choanenfalten festzustellen ist, kann bei den Psittaculini am unvergleichlich längeren unpaaren Choanenabschnitt eine Tendenz zur sukzessiven Rückbildung dieser Mündungen verfolgt werden. Dabei unterscheiden sich die Arten und Gattungen mit unterschiedlicher Anzahl solcher Mündungen nicht in der Art und Weise der Nahrungsbearbeitung (vergl. Abb. 37).

An den Choanenfalten münden bei allen Psittaci die Choanendrüsenumündungen auf der Dorsalseite, so daß das schleimige Drüsensekret hier zur Beseitigung von zufällig in die Orbitalmulde gelangten Fremdstoffen dient. Nur bei *Psittichas* münden die Drüsenumündungen am apikalen Teil der Choanenfalten nach ventral und geben dadurch das Sekret direkt in die Mundhöhle ab. Auch diese Besonderheit steht im Zusammenhang mit seiner spezifischen Ernährungsweise (vergl. 4.4.4.).

Die meist deutlich ausgebildeten Choanenrandpapillen tragen dazu bei, das Eindringen von Nahrungspartikeln in die Orbitalmulde zu verhindern. Oft sind sie apikal ineinander verzahnt, besonders wenn der unpaare Choanenabschnitt sehr kurz ist; sie verschließen so die Choanenspalte. Nur *Psittichas* fehlen die

Choanenrandpapillen; bei seiner Ernährungsweise scheinen die Papillen in ihrer ursprünglichen Funktion entbehrlich; sie könnten den Schlingvorgang sogar behindern.

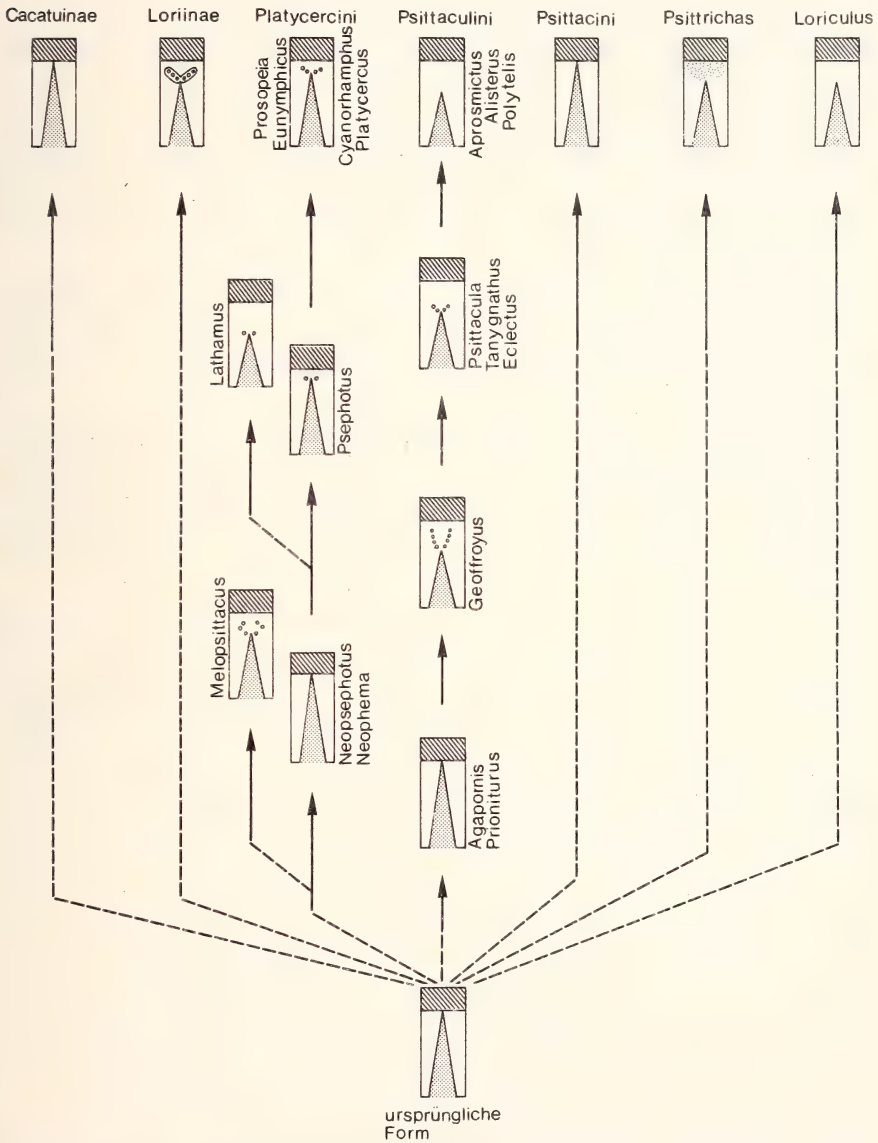


Abb. 37: Evolution der Choanenregion-Konfiguration bei den Psittaci. Schrägraster: unpaarer Gaumen; Punktraster: Choanenspalte; weiß: Choanenregion. Die ventralen Mündungen der Choandendrüse sind, falls vorhanden, auf dem unpaaren Abschnitt der Choanenregion angegeben.

Gaumendrüsengregion

An der Oberfläche der Gaumendrüsengregion sind wegen ihrer starken Variabilität fast keine klar voneinander abgrenzbaren Merkmalsausprägungen festzustellen, die als Anpassungserscheinungen an eine bestimmte Diät interpretiert oder für Gruppendiagnosen verwendet werden könnten. Dies ist wohl darauf zurückzuführen, daß diese Region für die bereits zerkleinerte Nahrung nur als Durchgang zum Oesophagus dient und deshalb keine besonderen Oberflächenstrukturen entwickeln mußte. Die Anordnung der Drüsenmündungen ist nur bei den Loriinae und Psittacini, vor allem aber bei *Psittichas* spezifisch. Bei ihm bewirken die fast auf der ganzen Fläche der Drüsengregion verteilten Mündungen eine starke Einspeichelung des stets unzerkleinerten Nahrungsbrockens, was das Hinunterschlingen erleichtert.

Am Übergang zwischen Gaumendrüsengregion und Oesophagus jedoch sind gruppenspezifische Besonderheiten festzustellen. Bei den meisten Psittaci wird diese Grenzlinie durch einen mit einer Rachenpapillenreihe besetzten Wulst des Gaumendrüsengrandes markiert. Bei den Pollen-Nektar-Spezialisten Loriinae und Loriculinae ist jedoch eine tiefe Falte ausgebildet, die wahrscheinlich dazu beiträgt, den Rückfluß von Flüssigkeit aus dem Oesophagus zu verhindern. Demgegenüber ist es auffallend, daß bei den Cacatuinae und bei *Poicephalus*, beides spezialisierte Samen- und Nußfresser, und auch bei den weitgehend granivoren Platycercini der Übergang zum Oesophagus fast stufenlos ist und an ihm auch keine deutliche Rachenpapillenreihe zu erkennen ist.

5.1.2. Unterschnabel

Vom Unterschnabel ist nur die Unterschnabelschneide direkt an der Nahrungsaufnahme und -bearbeitung beteiligt. An ihr können denn auch charakteristische Merkmale festgestellt werden, die vorwiegend mit der jeweiligen Diät im Zusammenhang stehen. Wir können scharfkantige von eher stumpfen Unterschnabelschneiden unterscheiden. Die Schärfe der Unterschnabelschneide hängt weitgehend davon ab, in welchem Winkel die Gonys zum Horngaumen steht. Steht sie fast senkrecht dazu, so wird die Unterschnabelschneide an der Feilkerbenfläche quer angeschliffen, und die Schnabelpapillen münden direkt auf oder unmittelbar an der Schneide. Diese Ausbildung ist typisch für die spezialisierten „Nicht-Granivoren“, nämlich Loriinae, *Psittichas* und *Loriculus*.

Bei den Psittacinae und insbesondere bei den Cacatuinae ist die Unterschnabelschneide jedoch scharf, und die schräg angeschliffenen Schnabelpapillen münden auf der Lingualseite der Schneide. Hier wird die Schneide scharf erhalten, indem bei der Nahrungsbearbeitung das Horn der Schnabelaußenseite weniger abgenutzt wird als das weichere Horn der Schnabelpapillen. Außerdem wird die in spitzerem Winkel zur Feilkerbenfläche gerichtete Unterschnabelschneide nicht quer, sondern vorwiegend auf der Außenseite angeschliffen, was bei den Cacatuinae besonders ausgeprägt ist und ihre außerordentlich scharfkantige Unterschnabelschneide bewirkt.

Die starke Abhängigkeit der Ausbildung der Unterschnabelschneide von ihrem Auftreffwinkel auf die Feilkerbenfläche zeigt sich besonders eindrücklich am Beispiel von *Trichoglossus iris*. Bei ihm ist die Gonys stärker gebogen als bei den anderen Loriinae, so daß die Unterschnabelschneide in einem spitzen Winkel zur Feilkerbenfläche steht. Deshalb ist auch seine Unterschnabelschneide schärfer, und die Mündungen der Schnabelpapillen gleichen in der Form und Lage denjenigen der Psittacinae.

Die Ausprägung des medianen Ausschnitts an der Unterschnabelschneide wird von der Form des Quervorsprungs beeinflusst und umgekehrt (s. 5.1.1.). Dies zeigt sich auch im Falle von *Melopsittacus* mit seiner gerade abgestutzten Unterschnabelschneide; bei ihm verläuft der Quervorsprung nicht in einem Bogen, sondern ist median quer gerichtet. Diese Besonderheit scheint aber keine Änderung der Funktionsweise der Unterschnabelschneide nach sich zu ziehen. Ganz anders verhält es sich bei den Cacatuinae, bei denen die Unterschnabelschneide meist tief ausgeschnitten ist und seitlich mit je einer scharfen Spitze oder Ecke endet. Durch diese Gestaltung entsteht ein Instrument, das in besonderem Maße für die Spaltung harter Samen- oder Nußschalen geeignet erscheint (s. 4.1.4.).

Die anderen in dieser Arbeit berücksichtigten Unterschnabelmerkmale, wie Ausschnitt des Dillenwinkels, Frontalfläche, etc., können wohl zur Diagnostizierung von Gruppen oder einzelnen Arten dienen, ein Zusammenhang mit der Diät ist jedoch nicht direkt ersichtlich und dürfte eher über das Skelett- und Muskelsystem bestehen.

5.1.3. Zunge

Zungenunterseite

Die Schleimhaut an der Zungenunterseite liegt der Unterlage locker und verschiebbar auf und ist in dichte Querfalten gelegt. Dies ermöglicht die für alle Papageien typische, mehr oder weniger stark ausgeprägte Beweglichkeit der Zunge. Das Oberflächenrelief der Schleimhaut stellt meist ein brauchbares gruppen-diagnostisches Merkmal dar und scheint nur selten in einem funktionellen Zusammenhang zu stehen, so wie es z.B. bei *Lathamus* der Fall ist. Die anderen Platycercini sind nämlich durch sehr große, in Querreihen angelegte Papillen auf der Schleimhaut ausgezeichnet. Diese Papillen, vor allem die apikal gelegenen, sind bei *Lathamus* weitgehend reduziert worden, da sie die Bewegungen beim Pollensammeln, bei dem die bürstenartige Zungenspitze aus dem Schnabel gestreckt werden muß, behindern würden (Abb. 23).

Die Nagelform scheint vor allem von der Funktionsweise, aber auch von der Gestalt der Zunge abhängig zu sein. Bei den längeren Zungen nicht-granivorer Nahrungsspezialisten reicht der meist verlängerte Nagel bis zum Apikalrand der Zungenspitze, wie bei den Loriinae, Loriculinae und bei *Psittichas*. Bei ihnen allen scheint der Nagel eine besondere Stützfunktion auszuüben, bei *Psittichas* um

der Zungenspitze für die kraftvolle Bewegung beim Schlingakt zusätzliche Festigkeit zu verleihen, bei den Loriinae im Zusammenhang mit der spezialisierten Aufrichtebewegung der Papillen auf der relativ flachen Zungenspitze. Ausgesprochene Samen- oder Nußspezialisten besitzen jedoch einen kürzeren Nagel und apikal von ihm einen längeren Schleimhautrand. Das zeigt sich in auffallender Weise bei allen Cacatuinae, sowie bei den Psittacini und bei *Agapornis*, aber auch bei den vorwiegend granivoren Platycercini im Vergleich mit den eher fructivoren *Eunymphicus* und *Prosopeia* und sogar beim zur Granivorie neigenden *Trichoglossus iris* im Vergleich zu den übrigen Loriinae. Neben dieser Beziehung zwischen Nagellänge und Funktionsweise der Zunge zeigt der Nagel gruppencharakteristische Merkmale in Beschaffenheit und Form, da er sich vor allem auch der Gestalt der Zungenspitze angleichen muß.

Der Umfang der Unterzungendrüse scheint, zumindest teilweise, direkt mit der Diät zusammenzuhängen. Bei granivoren Formen ist der Drüsenkörper sehr kurz, z.B. Cacatuinae, *Melopsittacus*, *Agapornis*. Bei Pollenspezialisten ist er aber in auffälliger Weise verlängert (Loriinae, *Lathamus*, *Loriculus*), wobei hier das Drüsensekret dazu dienen dürfte, die Zungenunterseite vom Pollenstaub zu reinigen.

Z u n g e n s p i t z e

Die Zungenspitze ist jene Struktur, die in vielfältigster Weise am Freißvorgang beteiligt ist; sie wirkt nicht nur maßgebend bei der Nahrungsaufnahme und Nahrungsprüfung mit, sondern hält auch die Nahrung während der Bearbeitung in der richtigen Lage und befördert sie schließlich in den Oesophagus. Je nach Beschaffenheit des Futters muß die eine oder andere Phase des ganzen Bewegungsablaufes in spezieller Weise vor sich gehen, um möglichst wirkungsvoll zu sein. So wurden bei den Psittaci verschiedene Typen von Zungenspitzen evoluiert, die meist als Anpassungen an bestimmte Anforderungen innerhalb des ganzen Freißvorgangs zu verstehen sind.

Bei *Psittitrichas* beschränkt sich die Aufgabe der Zungenspitze vorwiegend auf das Transportieren großer Nahrungsbrocken von der Schnabelspitze zur Mundhöhle. Seine relativ breite und undifferenzierte Zungenspitze, deren Schleimhautoberfläche nur durch eine zarte Rinnenstruktur aufgeraut ist, und die ohne scharfe Grenze in den Zungenkörper übergeht, erscheint für diese relativ einfache Aufgabe bestens geeignet (Abb. 30).

Bei *Loriculus* ist die Zungenspitze gegenüber dem Zungenrücken ebenfalls nicht abgegrenzt. Sie kann sich wie der Zungenrücken längs der Medianrinne etwas zusammenlegen; die gleichmäßig angeordneten Radiärrinnen entlang des Zungenrandes verleihen der Oberfläche eine gewisse Griffigkeit. Dieser Zungenspitzentyp scheint relativ unspezialisiert und für das Fressen sowohl von Samen als auch von weichen Früchten geeignet zu sein (Abb. 34).

Bei den Cacatuinae und Psittacinae dagegen läßt sich die Zungenspitze vom Zungenrücken abgrenzen, und sie kann ihre Form je nach Tätigkeit verändern. Sie ist jedoch, aufgrund der Proportion und Oberflächenstrukturierung, für jede der beiden Unterfamilien in spezifischer Weise ausgebildet.

Bei den Cacatuinae ist die Zungenspitze schmal, kurz, praktisch ohne Oberflächenstrukturierung und entweder knopfförmig oder muldenartig vertieft (Abb. 8). Die Spezialisierung der Cacatuinae auf härtere Samen und Nüsse erfordert von der Zunge eine größere Kraftaufwendung beim Anpressen der Objekte zwischen Quervorsprung und Unterschnabelschnéide während des Öffnungsvorgangs, wozu die kurze, ziemlich schmale, kolbenförmige Zungenspitze speziell angepaßt ist. Mit der kleinen, dann muldenartig vertieften Zungenspitze können anschließend die kleineren Samen oder Nußstücke präzise erfaßt und nach hinten befördert werden. So scheint dieser spezialisierte Zungenspitzentyp vor allem im Hinblick auf die Granivorie evoluiert worden zu sein und erweist sich als weniger geeignet im Umgang mit saftigen Früchten.

Demgegenüber ist die Zungenspitze der Psittacinae vielseitiger verwendbar, was sich auch daran zeigt, daß sich die Samenspezialisten in der Zungenform nicht von den eher fructivoren Arten unterscheiden lassen. Die Zungenspitze ist breit und erhält durch die deutlich ausgeprägten Radiärrinnen eine besondere Griffigkeit. Sie kann flach oder muldenartig geformt sein, wobei die Vertiefung wegen der nach hinten konvergierenden, lateralen Rinnen weiter nach caudal reichen kann als bei den Cacatuinae. Mit dieser polyvalenten Gestalt kann die Zungenspitze der Psittacinae sowohl bei der Samenbearbeitung als auch bei der Aufnahme von saftreichen Früchten, die nicht in kompakte Stücke zerlegt werden können, wirkungsvoll eingesetzt werden (Abb. 21, 25).

Die vom Psittacinae-Typ etwas abweichende Zungenspitze von *Melopsittacus*, die, je nach Tätigkeit, entweder kolbenförmig ist oder eine kürzere muldenförmige Vertiefung aufweist, erinnert in diesen beiden Merkmalen an die Cacatuinae-Zungenspitze. Bei *Melopsittacus*, wie die Cacatuinae und besonders *Nymphicus* ein Samenspezialist, wurde also die Zungenspitze in ähnlicher Weise wie diejenige der Cacatuinae umgestaltet, d.h. konvergent im Hinblick auf die extreme Spezialisierung, denn aufgrund der Rinnenstruktur ist sie vom Psittacinae-Typ abzuleiten (Abb. 21B).

Völlig abweichend von den bisher erwähnten Zungentypen ist die bürstenartig gestaltete Zungenspitze der Loriinae, die in erster Linie im Dienste der Nahrungsaufnahme steht. Sie ist nicht nur mit meist sehr langen Papillen besetzt, sondern zeigt an der Oberfläche auch spezifische, tiefgreifende Umgestaltungen, so z.B. einen teilweise muskulösen, papillenf freien Spadix und den diesen umfassenden sehr flachen Zungenspitzenkörper, auf dem die Papillen angeordnet sind. Dadurch können die langen Papillen aufgerichtet und zusammengelegt werden. Die Zungenspitze stellt also ein hochspezialisiertes Instrument zur Gewinnung von Pollen dar (Abb. 13).

Nun wurden aber auch von anderen Pollenspezialisten Papillen auf der Zungenspitze ausgebildet, nämlich von *Lathamus* und *Loriculus philippensis*. Während bei diesem trotz der spezifischen Verlängerung der Zunge und der aufgesetzten stummelförmigen Papillen die Zungenspitze eindeutig als Loriculinae-typisch zu identifizieren ist, zeigt die Zungenspitze von *Lathamus*, der den Psittacinae angehört, eine größere Ähnlichkeit zu derjenigen der Loriinae, sie ist aber nach umfassendem Vergleich von Einzelmerkmalen als konvergente Entwicklung zu erkennen (Abb. 22, Tab. 15). Die Zungenspitze von *Lathamus* verfügt auch nicht über die Fähigkeit, die Papillen zusammenzulegen. Hier schützen sich die ohnehin kürzeren Papillen vor mechanischer Abnutzung während der Bearbeitung fester Nahrung durch die dichte Anordnung, die der Oberfläche ein tepichartiges Aussehen verleiht.

Zungenrücken

Am Zungenrücken ist die Schleimhautoberfläche bei den meisten Psittaci glatt (Cacatuinae, meiste Platycercini, *Prioniturus*, *Geoffroyus*, *Psittacula*, Psittacini). Eine Reliefstruktur der Schleimhaut, wie sie bei verschiedenen Arten auftritt, ist gegenüber einer glatten Oberfläche komplizierter strukturiert und deshalb als abgeleitetes Merkmal zu betrachten. Auch ist die dadurch hervorgerufene erhöhte Griffigkeit günstiger beim Befördern von Nahrung in den Oesophagus. So haben *Agapornis* und *Melopsittacus* unabhängig voneinander eine Querrinnenstruktur entwickelt. Eine fortschreitende Entwicklung von einer Rinnenstruktur zur „Pflastersteinstruktur“ kann von *Tanygnathus* zu *Eclectus* und *Aprosmictus*, *Alisterus*, *Polytelis* verfolgt und als gruppendiagnostisches Merkmal verwendet werden. Bei den Loriinae dagegen ist der Zungenrücken in charakteristischer Weise mit Querleisten strukturiert. Bei *Lathamus* ist die ganze Schleimhaut mit winzigen, konischen Papillchen besetzt. Möglicherweise besteht hier ein Zusammenhang mit einer bestimmten Erscheinung bei den Loriinae, bei denen nämlich winzige Papillen auf den Schleimhaut-Querleisten ausgebildet sind, und zwar sind diese umso ausgeprägter, je apikaler die Leisten liegen und je länger die Papillen auf der Zungenspitze sind. Es zeigt sich also, daß die Schleimhaut der Zungenoberfläche sowohl bei *Lathamus* als auch bei den Loriinae eine allgemeine Tendenz zur Papillenbildung aufweist, die sich nicht nur auf die Zungenspitze beschränkt, sondern sich, wenn auch in geringerem Maße, über den Zungenrücken erstreckt.

Paarige Zungendrüsen

Die Ausdehnung der paarigen Zungendrüsen und die Lage ihrer Mündungen sind oft charakteristisch für bestimmte Gruppen und können nur im Fall von *Psittichas* eindeutig funktionell gedeutet werden. Bei ihm kommt auch der Zungenrücken stets eng mit dem Nahrungsbrocken in Kontakt, und die unter den Papageien einzigtartige, weitgestreute Verteilung der Mündungen ist sicher eine Anpassung an seine schlingende Ernährungsweise (s. 4.4.4.). Bei den übrigen Papageien scheinen median auf dem Zungenrücken gelegene Drüsenmündungen in

funktioneller Hinsicht wirkungsvoller zu sein als lateral gelegene, weil sich dann das Drüsensekret auf der Zungenoberfläche verteilen kann. Solche findet man auch bei den Cacatuinae, die sich durch umfangreiche Drüsen auszeichnen, aber nur bei wenigen Psittacinae (*Psephotus*, *Melopsittacus*, *Agapornis cana*, *A. roseicollis*, *A. personata*, *Prioniturus*). Bei den Loriinae, Loriculinae und den meisten Psittacinae hingegen liegen die Mündungen ganz am Rande des Zungenrückens. Zwischen der Lage der Mündungen und der Diät besteht kein Zusammenhang, vielmehr scheint die randständige Lage in Verbindung mit der untergeordneten Bedeutung dieser Drüse zu stehen, die ohnehin, und besonders bei den Loriinae und Loriculinae, gering entwickelt ist und sogar vollständig zurückgebildet sein kann (*Neophema* und *Neopsephotus*). Während nun bei den meisten Psittaci die Mündungen ungefähr auf der Höhe des Zungenflügelwinkels liegen, befinden sie sich bei den Loriinae in der Mitte zwischen Zungenflügelwinkel und Nagelwurzel. Diese Verschiebung nach apikal hängt sicher mit der für die Loriinae typischen starken Verlängerung des Zungenkörpers zusammen.

Zungenflügel

Ganz allgemein nehmen die Zungenflügel beim Verschlucken der Nahrung eine dominierende Rolle ein. Bei den Papageien besteht denn auch meistens eine klare Beziehung zwischen der Beschaffenheit der Nahrung und der Ausprägung der Zungenflügel. Bei *Psittirichas* sind die Zungenflügel besonders groß mit kleinen, starren Zungenpapillen und können dank dem dehnbaren, caudalen Abschnitt stark angehoben werden (Abb. 30). Alle diese Strukturen sind notwendig, damit beim Schlingakt die Zungenflügel die umfangreichen Nahrungsbrocken in den Oesophagus pressen können. Bei den Cacatuinae ist der caudale Abschnitt zurückgebildet, so daß die kräftigen Zungenflügel gegenüber dem Zungengrund einen einheitlichen Rand bilden (Abb. 8), mit dem auch mehrere Einzelstücke auf einmal in den Oesophagus geschoben werden können (s. 4.1.4.). Bei den Psittacinae sind die Zungenflügel mäßig, aber deutlich ausgeprägt, und stets ist ein caudaler Abschnitt vorhanden. Seine Größe und sein Ansatz ist sogar charakteristisch für jede der 3 Tribus und steht in keinem Zusammenhang mit der Ernährung (Tab. 22). Wahrscheinlich ist die Form des caudalen Abschnitts für die relativ unspezialisierten Psittacinae beim Schluckakt nicht von entscheidender Bedeutung. Als umso auffallender erweist sich der Umstand, daß bei Pollenspezialisten (Loriinae, *Lathamus*) die Zungenflügel stark reduziert sind (Abb. 13, 22). Wohl sind die caudalen Abschnitte stets noch ausgebildet, sie setzen jedoch weit lateral an und sind auffallend klein. Innerhalb der Loriinae geht die Reduktion der Zungenflügel bei den extremen Pollenspezialisten (*Phigys*, *Vini*, *Charmosyna*) noch weiter, indem die Zungenflügel median verwachsen und sich kaum über dem Zungengrund erheben. Im Falle von *Lathamus* zeigt sich die Reduktion des caudalen Abschnitts der Zungenflügel in Verbindung mit der Spezialisierung auf Pollen besonders drastisch. Denn bei allen Platycercini, denen er angehört, sind die caudalen Abschnitte sogar besonders groß (Abb. 21). Die Form der reduzierten caudalen Abschnitte von *Lathamus* weicht aber von derjenigen der Loriinae ab (vergl. Tab. 22).

Unterkieferdrüse

Die Unterkieferdrüse zeichnet sich unter allen Speicheldrüsen dadurch aus, daß sie, an der Oberfläche betrachtet, nicht nur Variationen in der Größe und in der Mündungsanzahl zeigt, sondern durch verschiedene Lagebeziehungen zum Zungenkörper auch die Oberflächengestaltung der Mundhöhle entscheidend beeinflußt. Die Längenausdehnung des Drüsenkörpers und die Anzahl der Mündungen sind meistens positiv miteinander verbunden und lassen eine Abhängigkeit von der Diät erkennen. So läßt sich auf der einen Seite — bei Nuß- und Samenspezialisten — eine Tendenz zur Verkürzung des Drüsenkörpers und Verringerung der Mündungsanzahl nachweisen, am ausgeprägtesten bei den *Cacatuinae*, *Psittacini*, bei *Melopsittacus* und *Agapornis cana*, aber auch bei den granivoren *Platycercini* (*Neopsephotus*, *Neophema*, *Psephotus*, *Platycercus*, *Barnardius*), bei *Agapornis roseicollis*, *A. personata* und *Polytelis alexandrae*. Auf der anderen Seite besitzen Nektar- und Fruchtfresser oft einen längeren Drüsenkörper mit vielen Mündungen (*Loriinae*, *Lathamus*, *Eunymphicus*, *Prosopeia*, *Geoffroyus*, *Prioniturus platurus*) oder zeigen zumindest eine größere Anzahl von Drüsenmündungen (*Psittrichas*, *Loriculus*).

Im Gegensatz zur Größe ist die Lage des Drüsenkörpers nicht von der Diät, sondern in erster Linie von der Funktionsweise der Zunge abhängig. Jene Arten, deren Zunge bei der Nahrungsaufnahme große Exkursionen ausführen muß, besitzen einen eng und flach an den Zungenkörper angeschmiegt Drüsenkörper. Dies ist der Fall sowohl bei den *Loriinae* und *Lathamus*, die mit der Zungenspitze Pollen sammeln, als auch bei *Psittrichas*, der seine Zunge ebenfalls sehr weit nach vorn und beim Schnabelsäubern seitlich aus dem Schnabel strecken kann, sie aber beim Schlingakt auch besonders weit in die Mundhöhle zurückziehen muß. Bei den *Cacatuinae* jedoch ist die ebenfalls eng an den Zungenkörper angeschmiegte Unterkieferdrüse anders zu interpretieren. Sie können nämlich ihre Zunge gar nicht aus dem Schnabel herausstrecken, aber durch die spezifische Lage der Drüsenkörper werden beidseits der Zunge breite Rinnen gebildet, in denen das beim Trinken mit dem Unterschnabel aufgeschöpfte Wasser nach hinten fließen kann. Bei den *Psittacinae* hingegen, die Wasser nicht typischerweise mit dem Unterschnabel aufschöpfen (vergl. 4.3.2.), füllt die ziemlich dicke Drüse den Raum zwischen Zunge und Mundhöhlenwand aus und ist durch eine tiefe, schmale Rinne vom Zungenkörper abgetrennt. Bei *Poicephalus* ergießt sich das Sekret der Unterkieferdrüse spezifischerweise in diese Rinne, was der Reinigung und der Erhöhung der Gleitfähigkeit dieser Zone dient. Bei *Melopsittacus* ist die Unterkieferdrüse ebenfalls breit, die Rinne zwischen ihr und der Zunge beschränkt sich aber auf den vordersten Teil. Möglicherweise hängt dies wiederum mit der spezifischen Zungenfunktion im Hinblick auf die extreme Granivorie zusammen. *Lathamus* hingegen, wie bereits erwähnt, hat die Gestalt der Unterkieferdrüse in Anpassung an seine spezifische Ernährungsweise verändert.

Unpaare Zungendrüse

Die adaptiven Trends der unpaaren Zungendrüse sind anhand ihrer Mündungsanzahl nur bruchstückweise aufzuzeigen. Bei *Psittrichas* steht die umfangreiche

Drüse mit den zahlreichen Mündungen sicher unter anderem auch mit der Schluckbewegung im Zusammenhang, bei der die Nahrung, zwischen Zungenflügel und Zungenrand eingekeilt, in den Oesophagus gepreßt wird. Dabei dürfte das Sekret in besonderem Maße der Reinigung dieser Zungenregion dienen. Auch bei den Cacatuinae scheint ein funktioneller Zusammenhang zwischen der großen, meist mit mehreren Mündungen versehenen Drüse und ihrer spezifischen Schluckweise zu bestehen, denn durch eine erhöhte Schleimproduktion wird verhindert, daß die auf dem Zungengrund gelagerten Samen- und Nußstückchen dort haften bleiben (s. 4.1.4.). Bei der Mehrheit der übrigen Psittaci ist die unpaare Zungendrüse schwächer ausgebildet und weist nur 1 Mündung auf (Loriinae, Platycercini, Psittaculini, Loriculinae). In jeder dieser Gruppen treten jedoch Arten auf, deren Mündungsanzahl erhöht ist, so z.B. unter den Loriinae *Phigys* und *Chamosyna*, unter den Platycercini *Melopsittacus*, *Purpureicephalus* und *Prosopeia tabuensis*, unter den Psittaculini *Prioniturus*, *Geoffroyus* und *Psittacula*, sowie unter den Loriculinae *L.philippensis*. Demgegenüber ist diese Drüse bei *Psittacus* sogar vollständig reduziert worden. Für die Psittaci gesamthaft betrachtet, besteht also zwischen Mündungsanzahl und Ernährungsweise keine unmittelbare Beziehung. Ebenso wenig kann das phylogenetische Alter dieser Merkmalsausprägung bestimmt werden, denn eine Drüse mit mehreren Mündungen ist sowohl bei ursprünglichen als auch, isoliert, bei abgeleiteten Formen nachzuweisen.

Larynxplatte

Die Larynxplatte ist bei den meisten Psittaci ziemlich flach und weist eine von den Arytaenoidknorpeln spangenartig eingefäßte Larynxspalte auf. Zwar bestehen gruppenspezifische Proportionsunterschiede, doch bleiben diese innerhalb der Grenzen derjenigen, die am ganzen Schnabel-Zungen-Komplex zu erkennen sind und im Rahmen der vorliegenden Untersuchung meist vernachlässigt werden können. Nur bei den Cacatuinae fällt die stark gewölbte Larynxplatte und die spezifisch ausgebildete Larynxspalte auf, was mit der Cacatuinae-typischen Trink- und Schluckweise zusammenhängt (s. 4.1.4.).

5.2. Ernährungsadaptive Radiation

Alle Papageien (außer *Psitttrichas*) fressen Samen und schälen sie stets und in spezifischer Weise vor dem Verschlucken. Bei diesem Bewegungsablauf werden Strukturen eingesetzt, die den Papagei-Schnabel charakterisieren und bei allen Angehörigen der Ordnung nachzuweisen sind, nämlich Feilkerbenfläche, Quervorsprung, Unterschnabelschneide und eine äußerst bewegliche, muskelreiche Zunge. Diese Strukturen können zwar auch für andere Aufgaben des Schnabel-Zungen-Komplexes verwendet werden, sie sind aber in dieser Form nicht unbedingt notwendig dazu und werden auch bei extremer Spezialisierung in nichtgranivorer Richtung reduziert oder in ganz bestimmter Weise adaptiv umgestaltet.

Tabelle 14: Adaptive Radiation innerhalb der Psittacidae

Spezialisierung auf	Samen	trockene Grassamen	Nüsse und Samen	Früchte	Pollen
Cacatuinae					
Loriinae	<i>Trichoglossus iris</i> , <i>T. johnstoniae</i>	<i>Nymphicus</i>	<i>Probosciger</i> <i>Cacatua</i>		alle Loriinae, bes. <i>Phigys</i> , <i>Vini</i> , <i>Charmosyna</i>
Psittacinae	Platycercini	<i>Melopsittacus</i> , <i>Neosephotus</i> , <i>Neophema</i> , <i>Psephotus</i>		<i>Eunymphicus</i> , <i>Prosopeta</i>	<i>Lathamus</i>
	Psittaculini	<i>Polytelis alexandrae</i> , <i>Agapornis cana</i>		<i>Prioniturus platyrus</i> , <i>Geoffroyus</i>	
	Psittacini		<i>Poicephalus</i>		
Loriculinae	<i>L. galgulus</i>				<i>L. philippensis</i>
Psittichadinae				<i>Psittichas</i>	

Aber dennoch können auch diese Spezialisten den Schnabel ebenso vielseitig einsetzen (Nestbau, Futtersuche, Fortpflanzung) wie die übrigen Papageien. Aus diesen Gründen drängt sich die Hypothese auf, daß der Papagei-Schnabel mit seinen ordnungsspezifischen Merkmalen primär als ein Instrument für das Samen- und Nußfressen evoluiert worden ist, und daß alle rezenten Formen von einem ursprünglichen Samenfresser-Typ abzuleiten sind.

Innerhalb der Psittaci können aufgrund bestimmter Merkmalskombinationen verschiedene Grundtypen des Schnabel-Zungen-Komplexes unterschieden werden. Diese Grundtypen sind gegeneinander scharf abgegrenzt und charakterisieren die Unterfamilien der aus nur einer Familie bestehenden Ordnung (s. 5.4.). Andererseits sind aber auch bestimmte Merkmalsausprägungen festgestellt worden, die bei verschiedenen Gruppen (Unterfamilien, bzw. Tribus) stets in Verbindung mit einer bestimmten Nahrungsspezialisation auftreten, d.h. innerhalb der meisten Unterfamilien oder Tribus haben spätere Radiationswellen wiederum zu spezifischen Merkmalsausprägungen am Schnabel-Zungen-Komplex im Zusammenhang mit der Ernährungsspezialisation einzelner Genera und Spezies geführt (Tab. 14). Daß bestimmte gleichgerichtete Spezialisierungen von verschiedenen Formen oder Gruppen unabhängig voneinander entwickelt worden sind, soll im folgenden erläutert werden.

5.2.1. Spezialisierung auf Samen

Deutliche Feilkerben, stufenförmiger Quervorsprung, scharfe Unterschnabelschneide und eine spezifische Zungenspitze weisen die Psittacinae als Samenfresser aus, die sich aber dank der polyvalenten Zunge ein breiteres Nahrungsspektrum erschließen können. Extreme Samen- oder Nußspezialisten unter ihnen neigen dazu, die Gaumenlappen zu vergrößern, den Schleimhautrand vor dem Nagel zu verlängern und die Unterkiefer- und Unterzungendrüse zu verkürzen.

Unter den Platycercini treten diese Tendenzen bei den granivoren *Barnardius* und *Platycercus*, aber vor allem bei den typischen Grassamenspezialisten *Psephotus* und *Neophema* stark in Erscheinung. Auch *Neopsephotus* ist aufgrund seiner Lebensweise und Zungenmerkmale zu dieser Gruppe zu zählen, zugleich weist er aber noch Merkmale auf (querverlaufende Feilkerben, mäßig ausgebildete Gaumenlappen), die als ursprünglich zu werten sind, weil sie im Hinblick auf die Samendiät weniger hoch spezialisiert sind als die gewinkelten Feilkerben und die markanten Gaumenlappen der anderen Platycercini.

Melopsittacus hingegen muß unabhängig von den anderen Platycercini zu einem extremen Grassamenspezialisten geworden sein. Als solcher weist er die kürzesten Unterzungen- und Unterkieferdrüsen auf. Zwar besitzt er wie *Neopsephotus* nur mäßig entwickelte Gaumenlappen, doch zeigt er andere Besonderheiten in Anpassung an die Granivorie, nämlich die außerordentlich markante Verbindungshaut und die kolbenförmige Zunge. Seine Feilkerben sind zum größten

Teil querverlaufend, doch wurde hier mit Hilfe der schräg apiko-lateral weisenden Schenkel der letzten Feilkerbe und der Quervorsprungs, als Konvergenz zur Winkelung der Feilkerben, ein ähnliches Strukturierungsprinzip wie bei fast allen Psittacinae erreicht (Abb. 35).

Auch innerhalb der Psittaculini sind extreme Samenspezialisten unabhängig voneinander evoluiert worden. Die als granivor zu betrachtende Gattung *Agapornis* zeigt als Samenfresser-Merkmale die markanten Gaumenlappen mit apikal weisendem Zipfel und eine kurze Unterzungendrüse. Von den relativ unspezialisierten *A. pullaria* und *A. taranta* können wir nun einerseits den Samenspezialisten *A. cana* auf Madagaskar und andererseits die Samenspezialisten *A. roseicollis* und *A. personata* auf dem afrikanischen Festland unterscheiden. *A. cana* besitzt die kürzesten Unterkieferdrüsen mit stets nur einer Mündung, aber noch die als ursprünglich gewerteten, querverlaufenden Feilkerben. *A. roseicollis* und *A. personata* hingegen zeigen gebogene bis gewinkelte Feilkerben und kurze Unterkieferdrüsen mit 1 bis 2 Mündungen. Die beiden Samenspezialistentypen haben sich auf getrenntem Weg entwickelt, wie anhand anderer Merkmale des Schnabel-Zungen-Komplexes gezeigt werden kann (s. 5.4.3.2.). *Polytelis alexandrae* ist unabhängig von den anderen Psittaculini zu einem extremen Grassamenspezialisten geworden, und zwar in Anpassung an ihren Lebensraum im trockenen Innern Australiens. Während *P. anthopeplus* und *P. swainsonii* in den adaptiven Merkmalen am Schnabel und an der Zunge mit den näher verwandten *Aprosmictus* und *Alisterus* weitgehend übereinstimmen, zeigt *P. alexandrae* kürzere Unterkieferdrüsen mit weniger Mündungen und noch größere Gaumenlappen mit ausgeprägtem apikalem Zipfel. Die spezifisch geformten Gaumenlappen sind konvergent zu den in ähnlicher Weise vergrößerten Gaumenlappen der Platycercini, die ebenfalls auf Samen spezialisiert sind, entwickelt worden.

Die Psittacini — vor allem *Poicephalus* mit seinem kurzen Schnabel — sind typische Samen- und Nußfresser mit einem breiten Schleimhautrand apikal vom Nagel und einer sehr kurzen Unterkieferdrüse mit stets nur einer Mündung.

Bei den Cacatuinae ist der an die Samen- und Nußnahrung adaptierte Schnabel-Zungen-Komplex völlig anders strukturiert als bei den Psittacinae. Bei ihnen sind zwar die typischen Samenfresser-Merkmale, wie deutliche Feilkerben, stufenförmiger Quervorsprung, scharfe Unterschnabelschneide, formveränderliche Zungenspitze, sowie sehr breiter Schleimhautrand apikal vom Nagel, kurze Unterzungendrüse und kurze Unterkieferdrüsen mit meist nur 1 Mündung, ebenfalls vorhanden, jedoch in spezifischer Weise ausgebildet. So sind z.B. die ohnehin nicht sehr scharfkantigen Feilkerben meist quergerichtet, und ihr Verlauf läßt auch keine Weiterentwicklung im Hinblick auf eine verbesserte Griffigkeit der Feilkerbenfläche erkennen, wie z.B. bei den Platycercini. Dafür wird ein seitliches Abrutschen der Samen während des Öffnungsvorganges zusätzlich durch die äußerst scharfe Unterschnabelschneide und ihre lateralen, vorragenden Ecken verhindert. Die Zunge der Cacatuinae ist weniger auf vielseitige Verwendung hin konstruiert als auf vermehrte Kraft beim Fixieren der Samen zwischen Quervorsprung und Unterschnabelschneide.

Am Beispiel von *Nymphicus* läßt sich nun besonders klar verfolgen, wie ein bestimmtes Spezialisationsziel in zwei verschiedenen Gruppen erreicht werden kann. Anhand der Strukturen des Schnabel-Zungen-Komplexes und vor allem der Ausprägung der an die Granivorie adaptierten Merkmale zeigt es sich, daß *Nymphicus* zu den Cacatuinae gehört (vergl. Tab. 20). Als ausgesprochener Gras- und Eucalyptussamenspezialist weicht er aber in seiner Lebensweise, in der Schnabelgröße, Körpergröße, Flügel- und Schwanzform von den Cacatuinae ab und gleicht darin weitgehend den Platycercini. *Nymphicus* zeigt also eine zu den Platycercini konvergent entwickelte Lebensweise, hat aber die ursprünglichen Cacatuinae-Merkmale am Schnabel und an der Zunge, die bereits in hohem Grade an die Granivorie adaptiert sind, beibehalten können. Deshalb stimmt auch seine Trinkmethode mit derjenigen der Cacatuinae überein (s. 5.3.).

Innerhalb der Loriinae, die hochspezialisierte Pollenfresser sind, zeigen *Trichoglossus iris* und *T.johnstoniae* Anpassungserscheinungen im Zusammenhang mit ihrer Neigung zur Granivorie; beide Arten unterscheiden sich aber in der Ausprägung der Körnerfresser-Merkmale (vergl. Tab. 21). *T.iris* besitzt im Gegensatz zu den anderen Loriinae einen relativ kurzen Schnabel und eine kürzere Zunge mit einem Schleimhautrand apikal vom Nagel, eine stark gebogene Gonys und eine scharfe Unterschnabelschneide; diese Merkmalsausprägungen sind typisch für Samenfresser. Ferner sind bei ihm die Papillen auf der Zungenspitze wesentlich verkürzt, was das Manipulieren von Samen erleichtert. Demgegenüber sind bei *T.johnstoniae* diese Samenfressermerkmale weniger ausgeprägt, dafür sind seine Feilkerben viel deutlicher ausgebildet als bei den anderen Loriinae. Bei beiden Arten sind aber neben diesen adaptiven Umgestaltungen, die den Schnabel, den Horngaumen und die Papillenlänge erfaßt haben, die Loriinae-typischen Strukturen am weichen Gaumen und an der Zunge erhalten geblieben, so daß Pollen immer noch mit der hochentwickelten Zungenbewegung aufgenommen werden kann (vergl. 4.2.4.).

Bei den Loriculinae ist der Schnabel-Zungen-Komplex in spezifischer Weise ausgebildet und zeigt, außer den relativ deutlichen Feilkerben, keine Samenfresser-Merkmale. Dennoch fällt beim Vergleich der untersuchten Arten auf, daß der Schnabel umso kürzer und die Papillen auf der Zungenspitze umso geringer ausgebildet sind, je größer der Diätanteil an Sämereien ist (vergl. Tab. 13).

5.2.2. Spezialisierung auf Früchte

Früchte und Beeren gehören, wie Samen oder Nüsse, zum Nahrungsspektrum fast aller Papageien. Aber verglichen mit der Samenbearbeitung oder der Aufnahme von Pollen, muß diese Nahrung vor dem Verschlucken nur wenig bearbeitet werden. Entweder wird schon vor dem Abbeißen die Fruchtschale entfernt, oder diese wird während des Kauens mit ähnlichen Bewegungsabläufen wie beim Samenschälen aus dem Schnabel geworfen. Anschließend werden die Frucht-

stückchen zerbissen und verschluckt; von Arten mit papillenbesetzter Zungenspitze wird vor allem der Fruchtsaft aufgeleckt. Wahrscheinlich aus diesen Gründen mußten der ohnehin vielseitig verwendbare Schnabel und die Zunge nicht speziell an die Fructivorie angepaßt werden, so daß bei Papageien auch kaum eigentliche Fruchtfresser-Merkmale festzustellen sind. Lediglich eine längere Unterkieferdrüse mit mehreren Mündungen tritt stets im Zusammenhang mit einer verstärkten Tendenz zur Fructivorie auf, z.B. bei *Eunymphicus* und vor allem bei *Prosopiea*, die in Anpassung an ihre Waldbiotope zur Fructivorie neigen, und die eine längere Unterkieferdrüse mit mehr Mündungen besitzen als die übrigen granivoren Platycercini, von denen sie abzuleiten sind.

Psittichas nimmt unter den Psittaci eine Sonderstellung ein; er ist ausgesprochen fructivor und frißt weder Samen noch Nüsse, zudem kaut er die Früchte nicht vor dem Verschlucken. Die Abschnitte des Schnabel-Zungen-Komplexes, die an dieser Ernährungsweise funktionell beteiligt sind, nämlich Gaumenplatte, weicher Gaumen und Zunge, zeigen ausgeprägte, spezifische Anpassungserscheinungen. Daneben besitzt *Psittichas* mehrere Papagei-typische Merkmale, die bei der schlingenden Ernährungsweise keine Funktion ausüben, oder die sich sogar nachteilig auswirken. So sind die gewinkelt verlaufenden, aber schwach ausgeprägten Feilkerben, der stufenförmige, scharfe Quervorsprung und die zwar stumpfe, aber sehr deutlich von den Schnabelseitenrändern abgegrenzte Unterschnabelschneide sicher nicht im Hinblick auf die spezifische Ernährungsweise von *Psittichas* entwickelt worden, sondern sind vielmehr als ursprüngliche Samenfresser-Merkmale, die hier wieder teilweise reduziert werden konnten, zu interpretieren. Die für die Psittaci charakteristische, senkrechte Stellung der flügel förmigen Palatina, durch welche die Mundhöhle relativ schmal wird, und der kurze Mundwinkel erweisen sich für einen schlingenden Fruchtfresser sogar als ausgesprochen ungünstig. Auch diese Merkmale zeigen, daß die schlingende Ernährungsweise innerhalb der Psittaci keine ursprüngliche Freßmethode darstellen kann. Sie wurde von *Psittichas* möglicherweise im Hinblick auf die Ernährung mit Feigen entwickelt, für die sich das Hinunterschlingen großer Fruchtstücke oder sogar ganzer Früchte als vorteilhaft erweist. Bei allen anderen Papageien ist nämlich das Samenschälen eine streng fixierte Verhaltensweise, so daß sogar kleinste Samen vor dem Verschlucken stets geschält werden müssen, was sich aber im Falle von Feigen mit den zahlreichen, fast die ganze Frucht durchsetzenden Samen als unökonomisch erweist. Die schlingende Ernährungsweise könnte aber auch bei Früchten angewandt werden, die aus wenig, aber nährstoffreichem Fruchtfleisch und einem relativ großen Samen bestehen. Auf diese Weise entfällt das langwierige Ablösen des Fruchtfleisches und der Fruchthaut mit dem Schnabel; der Samen wird in keimfähigem Zustand ausgeschieden, ohne durch Schnabelmanipulationen beschädigt worden zu sein.

5.2.3. Spezialisierung auf Pollen

Pollen und Nektar wird von Angehörigen der verschiedensten Papagei-Gruppen aufgenommen; ausgesprochene Pollenspezialisten sind jedoch die Loriinae und *Lathamus*. Sie sind ein Beispiel für konvergente Entwicklung im Hinblick

Tabelle 15: *Lathamus* und Loriinae: Vergleich konvergent entwickelter, adaptiver Merkmale

Merkmal	<i>Lathamus</i>	Loriinae
Stufe zwischen Gaumenplatte und unpaarem Gaumen durch	entfaltbares Limen	Verbindungshaut
Apikal gerichtete Papillenreihe am unpaaren Gaumen auf	Hautwulst auf der Oberfläche	Limen
Unpaarer Abschnitt der Choanenregion mit	nur 1 Paar Drüsenmündungen	mehreren, typisch angeordneten Drüsenmündungen
Stumpfe Papillen auf der Zungenunterseite	nur in Nähe der Zungenwurzel	gleichmäßig verteilt
Anordnung der Papillen auf der Zungenspitze	radiär	hufeisenartig — in Längsreihen
Medianer Wulst auf Zungenspitze	flach, mit Papillenandeutungen	scharf abgegrenzt, ohne Papillenandeutungen (Spadix)
Zungenspitze in Ruhestellung	muldenförmig	mit zusammengelegten Papillen
Schleimhaut des Zungenrückens	bestreut mit winzigen Papillen	mit Querleisten, evtl. Besatz mit winzigen Papillen
Schwach ausgeprägter caudaler Zungenflügel	ohne Absatz zur Unterkieferdrüse	mit deutlichem Absatz zur Unterkieferdrüse
Große Unterkieferdrüse mit	3 Mündungen	meist 4—5 Mündungen

auf dieselbe Nahrungsquelle. Pollen und Nektar wird dabei mit der bürstenartig gestalteten Zungenspitze gesammelt und anschließend am unpaaren Gaumen abgestreift. Deshalb sind am weichen Gaumen und an der Zunge Anpassungsercheinungen an die spezialisierte Nahrungsaufnahme zu finden. Diese zeigen bei *Lathamus* und den Loriinae gewisse Ähnlichkeiten, können aber bei genauer Untersuchung als konvergent entwickelte Merkmalsausprägungen identifiziert werden (Tab. 15).

Innerhalb der Loriinae sind die im Hinblick auf die Pollennahrung adaptierten Strukturen am weichen Gaumen und an der Zunge auffallend gleichförmig ausgebildet. Offenbar erlaubt die hochspezialisierte Ernährungsweise keine struktu-

rellen Veränderungen innerhalb des subtil aufeinander abgestimmten Funktionskomplexes von Zunge und weichem Gaumen. Ganz anders verhält es sich am Horngaumen, der bei der Aufnahme von Pollen keine Schlüsselfunktion ausübt. An ihm ist eine starke individuelle, in einigen Fällen auch gattungstypische Variabilität der Feilkerbenausrüstung, des Quervorsprungs und des Gaumenleistenmusters festzustellen.

Bei *Lathamus* hingegen, der von den *Platycercini* abzuleiten ist, sich aber von ihnen in der Ernährungsweise unterscheidet, ist der funktionelle Komplex von Zunge und weichem Gaumen in spezifischer Weise umgebildet und läßt keine Ähnlichkeiten zu den verwandten Arten mehr erkennen. Der Horngaumen ist jedoch in seiner Strukturierung weitgehend konservativ geblieben, wohl deshalb, weil er an der Aufnahme von Pollen nicht direkt beteiligt ist und darum nicht speziell adaptiert werden mußte, und weil ihm bei dem zur Granivorie neigenden *Lathamus* für die Samenbearbeitung eine bedeutendere Rolle zukommt als bei den meisten *Loriinae* (vergl. Tab. 4, 23).

Wie die *Loriinae* und *Lathamus* besitzen auch die *Loriculinae* eine sehr große Unterzungendrüse, obwohl sie in unterschiedlichem Grad auf Pollen spezialisiert sind. *L. philippensis* ist stärker auf Pollen spezialisiert als *L. vernalis* und zeigt auch einen längeren und schmaleren Schnabel, eine tiefere Querfalte, eine längere Zunge mit einem längeren Nagel, sowie ausgeprägtere Papillen auf der Zungenspitze. Zwar weisen auch die *Loriinae* im Vergleich mit den meisten anderen *Psittaci* längere Schnäbel und Zungen auf, aber bei den *Loriculinae* sind alle Strukturen des Schnabel-Zungen-Komplexes in spezifischer Weise ausgebildet, und die Nahrungs- und Wasseraufnahme beruht auf einem völlig verschiedenen Prinzip. Im Unterschied zu den *Loriinae* und *Lathamus* ragt nämlich der unpaare Gaumen nicht nach ventral vor, und die Papillen sind stummelförmig und können nicht auseinandergepreizt oder zusammengefaltete werden.

5.3. Funktionelle Morphologie des Schnabel-Zungen-Komplexes und Systematik

In den vorangehenden Diskussionsabschnitten ist deutlich geworden, daß bestimmte Merkmalsausprägungen zwar mit der Nahrung im weitesten Sinn, aber viel häufiger direkt mit der Funktionsweise des Schnabel-Zungen-Komplexes bei der Nahrungsaufnahme und -bearbeitung in Beziehung gebracht werden können. Diese an und für sich triviale Feststellung führt bei den *Psittaci* zu neuen funktionell-morphologischen Aspekten mit Konsequenzen für die systematische Gliederung der Ordnung.

Der Schnabel der Papageien ist ein außerordentlich vielseitiges Instrument, das in den verschiedensten Funktionskreisen eingesetzt werden kann, z.B. Graben, Brechen, Schlagen, Nestbau, Klettern, Jungen- und Partnerfüttern, Gefiederpflege, Angriff und Verteidigung. Hinzu kommt, daß Papageien dank ihres hohen Ce-

rebralisationsgrades fähig sind, den Schnabel in mannigfacher Weise situationsgerecht und wirkungsvoll einzusetzen, was besonders auffällig in Erscheinung tritt, wenn sie in spielerischer Weise Gegenstände manipulieren. Angesichts dieser Polyvalenz stellt sich nun die Frage, unter welchen Umständen eine Spezialisierung des Schnabels und der Zunge dennoch einen Vorteil darstellen kann.

Für eine Nahrungsquelle, die relativ schwierig zu erschließen ist, lohnt es sich, eine möglichst rationelle Methode der Nahrungsaufnahme zu entwickeln, deren Bewegungen weitgehend automatisch und starr ablaufen; parallel zur spezialisierten Ernährungsweise werden die spezifisch angepaßten Strukturen am Nahrungsaufnahmeapparat entwickelt. Bei den Papageien können solche Zusammenhänge mehrfach aufgedeckt werden.

Das Öffnen und Schälen von Samen und Nüssen, das Sammeln von Pollen mit der papillenbesetzten Zungenspitze und auch das Verschlingen von großen Fruchtstücken durch *Psittichas* stellen stark fixierte Methoden der Nahrungsaufnahme dar, die in Anpassung an die speziellen Anforderungen zur Gewinnung dieser Nahrungsmittel evoluiert worden sind. Für jede dieser Ernährungsmethoden sind auch strukturelle Anpassungserscheinungen am Schnabel und an der Zunge nachzuweisen (s. 5.2.).

Das Fressen von Früchten verläuft demgegenüber bei allen Papageien (außer *Psittichas*) sehr plastisch, so wird oft sogar der Fuß als Hilfe benützt. Mit Früchten gehen Papageien auch recht vergeuderisch um, indem sie einen großen Teil nur anfressen und den Rest zerstören oder fallen lassen. Die Ernährung mit den relativ leicht zu gewinnenden Früchten setzt bei ihnen keine spezialisierten Freßmechanismen voraus, und es können auch nur wenige und ziemlich unauffällige Merkmalsausprägungen als Adaptation an die Fructivorie gedeutet werden.

Die Analyse des Bewegungsablaufes beim Fressen ist für die Beurteilung des Schnabel-Zungen-Komplexes als Kriterium für die systematische Gliederung der Papageien besonders bedeutsam. Nur auf diese Weise ist es möglich, die direkt funktionell wirksamen und adaptiven Strukturen von solchen zu unterscheiden, die bei der betreffenden Ernährungsweise eine nur fakultative oder gar keine Bedeutung besitzen. An solchen Strukturen, die nicht so strikte an eine bestimmte Funktion adaptiert sind, können oft konservative Merkmalsausprägungen gefunden werden (Gaumenplatte von *Lathamus*) oder solche, die zur Rückbildung neigen (Feilkerben von *Psittichas*). Diese Strukturen sind meist nicht im Hinblick auf die betreffende Nahrungsspezialisierung entwickelt worden, sondern müssen während einer früheren Radiationswelle entstanden sein und können deshalb oft als Anhaltspunkte beim Rekonstruktionsversuch der Phylogenese dienen. Die Unterscheidung funktionell bedeutsamer von funktionell eher indifferenten Strukturen ist ebenfalls wichtig bei einem Merkmal, das innerhalb einer Gruppe eine morphologische Radiation aufweist. Falls sich nämlich Merkmalsausprägungen als nicht ernährungsadaptiv erweisen, können sie u.U. für die Rekonstruktion phylogenetischer Entwicklungsreihen herangezogen werden (z.B. Gaumenleistenmuster der Psittacinae, s. 5.1.1.).

Tabelle 16: Vergleich der Trinkmethoden

	Cacatuinae	Loriinae	Psittacinae	Psittichadinae + Loriculinae
Wasseraufnahme mit Hilfe von	Unterschnabel	Zunge	Zunge + Gaumen, evtl. Unterschnabel	Zunge + Gaumen
Charakterisierende Kurzbeschreibung	Schöpfen mit Unterschnabel	Aufpinseln mit Zungenspitze	Zunge schöpfend, zum Schlucken an Gaumen gepreßt	Zunge saugend-pum- pend, an Gaumen gepreßt
Eintauchen des Oberschnabels	stets vorkommend, wegen Unterschnabel	nicht notwendig, aber häufig	notwendig	notwendig
Eintauchen des Unterschnabels	notwendig, stets tief	nicht notwendig, selten	nicht notwendig, aber häufig	nicht notwendig, selten
Vorstrecken der Zunge beim Trinken bis	Unterschnabel- schneide, selten etwas darüber hinaus	über Oberschnabel- spitze hinaus	ca. 2/3 der Feilkerben- fläche oder Ober- schnabelspitze, je nach Länge der Feil- kerbenfläche	ca. 1/2—3/4 der Feilkerbenfläche
Zurückziehen der Zunge beim Trinken bis	vollständig in Mundhöhle	vollständig in Mundhöhle	meist nur Hälfte Unterschnabel	nur andeutungsweise (saugend-pumpendes Trinken)
Dauer der Trinkphase	meist kurz (ca. 0,25—0,5 sec)	meist lang (ca. 1—5 sec)	meist kurz (ca. 0,5—1,0 sec)	meist lang (ca. 1—3 sec)
Dauer einer Zungenbewegung	ca. 2/64—3/64 sec (0,03—0,05 sec)	ca. 5/64—7/64 sec (0,08—0,11 sec)	ca. 3/64 sec (0,05 sec)	ca. 4/64—5/64 sec (0,06—0,08 sec)
Anzahl der Zungen- bewegungen pro Trinkphase	wenige, 1—ca. 3	viele, bis ca. 40	wenige, 1—ca. 6	mehrere, ca. 5—30
Maximale Vorstreck- barkeit der Zunge bis	Oberschnabelspitze	weit über Oberschnabel- spitze hinaus, ca. Zungenflügelwinkel bis Oberschnabelspitze	Oberschnabelspitze	weit über Oberschnabel- spitze hinaus (<i>Psittichas</i> & <i>L. philippensis</i>)

Wie das Fressen gehört auch das Trinken zu den fundamentalen Aufgaben des Nahrungsaufnahmeapparates. Daß innerhalb der Psittaci mindestens 4 verschiedene, gruppenspezifische Trinkmethoden evoluiert worden sind (vergl. Tab. 16), ist eines der interessantesten Ergebnisse dieser Untersuchung. Es stellt sich nun die Frage, wie dieses Phänomen zu verstehen ist. Die verschiedenen Trinkmethoden der Papageien können nämlich nicht als Adaptationen an bestimmte ökologische Gegebenheiten oder an Besonderheiten des Körper-Wasserhaushaltes erklärt werden. Es zeigt sich vielmehr, daß sie stets mit einem der unterfamilienspezifischen Grundtypen des Schnabel-Zungen-Komplexes gekoppelt sind, die ihrerseits direkt mit einer bestimmten Methode der Nahrungsaufnahme und -bearbeitung im Zusammenhang stehen. Daraus kann man folgern, daß hier der Selektionsdruck, der Ernährungsspezialisierung bewirkt, höher ist als derjenige, der auf spezialisierte Flüssigkeitsaufnahme hin wirkt. Somit wird bei den Papageien die Verschiedenheit der Trinkmethoden durch die primär ernährungsspezialisierten Schnabel- und Zungenstrukturen bedingt.

Das Trinken der Papageien ist deshalb ein Merkmal, das nicht für sich allein, sondern vor allem in Verbindung mit den es bedingenden Strukturen für ökologisch-adaptive und systematische Erörterungen herangezogen werden kann. In diesem Sinne angewendet, erweist es sich als ein wertvolles, gut erfaßbares Hilfsmerkmal, das bestimmte Grundkonfigurationen von morphologischen Strukturen widerspiegelt. Die vergleichende Untersuchung sowie die Gegenüberstellung der einzelnen Trinkmethoden mit der entsprechenden Freßweise und Morphologie erhärten deshalb einige Schlüsse in Bezug auf evolutive Trends, die innerhalb der Papageien wirksam gewesen sein müssen.

Die Cacatuinae trinken durch Aufschöpfen von Wasser mit dem Unterschnabel. Von allen bisher beobachteten Trinkmethoden der Papageien entspricht diese am meisten dem „Trinken nach Hühnerart“ von Schönholzer (1959), das unter den Vögeln am weitesten verbreitet zu sein scheint, und das als das ursprünglichere Trinkverhalten gegenüber dem „Saugtrinken“ und dem „Trinken mit der Zunge“ betrachtet wird. Da aber das „Trinken nach Hühnerart“ noch nicht durch genaue Bewegungsanalysen definiert ist, ist es heute noch nicht möglich, die Trinkbewegungen der Cacatuinae mit jener als ursprünglich geltenden Trinkmethode zu vergleichen. Die Möglichkeit eines sekundären Erwerbs dieser Trinkmethode bei den Cacatuinae als Folge ernährungsadaptiver Umbildungen im Schnabel-Zungen-Bereich ist deshalb keineswegs auszuschließen. Die Annahme gewinnt sogar an Wahrscheinlichkeit, wenn man in Betracht zieht, daß sich die Papageien durch charakteristische Merkmale im Schnabel- und Zungenbau von allen übrigen Vogelordnungen stark unterscheiden und daß die Zunge der Papageien alle Voraussetzungen erfüllt, um sich aktiv am Trinkvorgang beteiligen zu können, weil sie muskelreich und dadurch zu den verschiedensten Bewegungen befähigt ist. Die Trinkmethode der Cacatuinae, bei der die Zunge keine Hauptfunktion auszuüben scheint, stellt nun auch eine Ausnahmeerscheinung innerhalb der Papageien dar. Offenbar ist hier ein Trinken mit der Zunge wegen der relativ kurzen und schmalen Zunge und der spezifischen Konfiguration des Gaumens, beides im weitesten Sinn Anpassungen an die spezifische Ernährungsweise der Cacatuinae, nicht möglich, so daß das Wasser mit dem Unterschnabel

aufgeschöpft werden muß. Wohl in diesem Zusammenhang ist die spezifische, eng an den Zungenkörper angeschmiegte Lage der Unterkieferdrüse der *Cacatuinae* funktionell zu erklären. Durch sie entstehen breite Rinnen zwischen Zunge und Mundhöhlenwand, in denen das mit dem Unterschnabel aufgeschöpfte Wasser in die Mundhöhle fließen kann. Es handelt sich innerhalb der *Psittaci* also um einen Ausnahmefall, daß eine morphologische Konfiguration in Abhängigkeit von der Trinkmethode entstanden zu sein scheint.

Bei den *Loriinae* wird Flüssigkeit allein mit Hilfe der Zunge aufgenommen. Die morphologische Differenzierung ihrer Zunge in Anpassung an die Ernährung mit Blütenpollen ist von so tiefgreifender Natur, daß Trinkbewegungen wie beispielsweise jene der *Psittacinae* oder jene von *Psittichas* und *Loriculus* nicht ausgeführt werden können. Ein Aufschöpfen von Wasser mit dem Unterschnabel wie bei den *Cacatuinae* wäre aber nicht rationell, da der Unterschnabel der *Loriinae*, in Anpassung an ihre spezialisierte Nahrungsaufnahme (s. 4.2.4.), lang und flach ist und eine fast gerade Gonys besitzt. Daher mußten die *Loriinae* für die Flüssigkeitsaufnahme Strukturen und Mechanismen der Nahrungsaufnahme einsetzen. Somit unterscheidet sich die Trinkmethode der *Loriinae* prinzipiell von derjenigen der übrigen Papageien, bei denen für das Trinken und Fressen verschiedene Mechanismen eingesetzt werden. Deshalb ergeben sich aufgrund der Bewegungsphysiologie auch keine Hinweise für eine Ableitung von den Trinkmethoden anderer Papageien. Die von den *Loriinae* angewandte Trinkmethode ist aber einerseits energieaufwendig, weil bei jeder Zungenbewegung die extrem vorgestreckte Zunge vollständig in die Mundhöhle zurückgezogen wird, und andererseits zeitaufwendig, dauern doch die einzelnen Zungenbewegungen länger als bei den anderen *Psittaci* (Tab. 16). Diese „Nachteile“ scheinen hier, in Anbetracht der Vorteile der Erschließung einer Nahrungsquelle durch die Spezialisierung auf Pollen, nicht entscheidend ins Gewicht zu fallen, da die *Loriinae* ihren Flüssigkeitsbedarf zum großen Teil durch ihre stark wasserhaltige Nahrung decken können. Erfahrungsgemäß sind sie auch viel seltener spontan bei der Wasseraufnahme zu beobachten als andere Papageien.

Die Trinkmethode der *Psittacinae*, bei der Wasser mit der muldenförmigen Zungenspitze aufgeschöpft und anschließend durch Anlegen der Zunge an den Gaumen geschluckt wird, ist weniger starr als jene der anderen Papageien. Aber wenn auch gelegentlich Wasser mit dem Unterschnabel aufgeschöpft werden kann, so geschieht dies nur beiläufig zur charakteristischen Trinkbewegung. Diese wird vor allem durch die breite, bewegliche Zungenspitze und den ziemlich flachen Gaumen möglich. Obwohl nun gerade innerhalb der *Psittacinae* verschiedenste adaptive Trends festzustellen sind, ist die Trinkmethode nicht verändert worden, weil die Grundkonfiguration der Schnabel- und Zungenstrukturen dieselbe geblieben ist. Diese Tatsache erweist sich als besonders aufschlußreich im Fall von *Lathamus*, der in bezug auf die Zungenstruktur und Nahrungsspezialisierung eine zu den *Loriinae* konvergente Entwicklung durchlaufen hat. Da aber seine Zungenspitze in ausgebreitetem Zustand muldenartig vertieft und der nach ventral vorragende unpaare Gaumen dank dem zusammenfaltbaren Limen verflacht werden kann, wurde die ursprüngliche Trinkmethode der *Psittacinae* beibehalten.

Sowohl die Psittacinae als auch *Psittarchas* und *Loriculus* trinken mit Hilfe von Zunge und Gaumen. Obwohl die Trinkmethoden dieser Gruppen beträchtlich voneinander abweichen, zeichnen sie sich durch eine „Sparsamkeit“ der Bewegungen und damit des Energieaufwandes aus: Die Vor-Rück-Bewegungen der Zunge sind relativ gering, und Schöpfbewegungen zum Schlucken der Flüssigkeit sind nicht notwendig. Im Hinblick auf diese beiden Kriterien scheint das saugend-pumpende Trinken von *Psittarchas* und *Loriculus* „höher“ entwickelt, da hier die Vor-Rück-Bewegungen der Zunge fast völlig wegfallen und Schöpfbewegungen mit dem Unterschnabel nie ausgeführt werden.

Bei *Psittarchas* ist das saugend-pumpende Trinken die ausschließliche Trinkmethode, für welche die flache, längere und einheitliche Zunge und der stufenlose Übergang zwischen Horngaumen und weichem Gaumen die morphologischen Voraussetzungen bilden. Vor allem die letzte Besonderheit ist aber primär als Anpassung an die spezialisierte Ernährungsweise zu verstehen (s. 4.4.4.). Die gleichzeitig dazu entwickelte, abgeleitet erscheinende Trinkmethode kann als weiterer Hinweis dafür gelten, daß die Ernährungsweise von *Psittarchas*, trotz ihrer relativen Einfachheit, innerhalb der Papageien nicht ursprünglich ist, sondern sekundär erworben wurde.

Die saugend-pumpende Trinkmethode ist auch für die Loriculinae charakteristisch. Sie wird durch die für *Psittarchas* und *Loriculus* gemeinsame morphologische Grundkonfiguration ermöglicht, wobei aber an diesen Strukturen unterschiedliche Merkmalsausprägungen festzustellen sind (Tab. 27). Da die Ernährungsweise von *Loriculus* von derjenigen von *Psittarchas* abweicht, kann eine im Hinblick auf ein gemeinsames Spezialisationsziel konvergente Entwicklung von Strukturkonfigurationen, und damit der Trinkmethoden, ausgeschlossen werden. Hingegen ist für die Loriculinae sowohl hinsichtlich der Funktionsweise und adaptiven Bedeutung des Schnabel-Zungen-Komplexes als auch der evolutiven Differenzierung der Gattung vieles unklar geblieben, so daß eine Parallelentwicklung der Trinkmethoden von *Loriculus* und *Psittarchas* noch nicht völlig ausgeschlossen werden kann.

5.4. Systematische Folgerungen

Peters (1937) und Mayr & Amadon (1951) haben eine einzige Familie innerhalb der Ordnung Psittaci postuliert. Für die Gliederung der Psittacidae wurde aber bisher keine allgemein akzeptierte Lösung gefunden.

Aufgrund der vorliegenden Ergebnisse scheint es möglich zu sein, einerseits eine Bündelung von Gattungen vorzunehmen, die mit derjenigen anderer Systemvorschläge in gewissen Teilen übereinstimmt (Tab. 28), und andererseits zwingende Hinweise für die Zuordnung bisher umstrittener Gattungen zu einem bestehenden, definierten oder zu einem neuen, vorläufig monotypischen Taxon zu finden.

Tabelle 17: Psittacidae: Merkmale am Gaumen zur Diagnostizierung der Unterfamilien

	Cacatuinae	Loriinae	Psittacinae	Psittichadinae	Loriculinae
Zahnausschnitt	sehr tief	höchstens angedeutet	verschieden	angedeutet	nicht vorhanden
Feilkerben-Ausprägung	deutlich	schwach	deutlich	schwach	deutlich
Feilkerben-Verlauf	quer, selten gebogen	quer bis gewinkelt	meist gewinkelt, selten quer	gewinkelt	gewinkelt bis quer
Spitze der Feilkerbenfläche	glatt	aufgerauht	aufgerauht	aufgerauht	aufgerauht
Relief des lebenden Gewebes unter Feilkerben	Reihen von fingerförmigen Papillen	schwache Leisten	meist Leisten	schwache Leisten	ohne Relief
Quervorsprung, Form	stufig, meist basal eingekerbt	stufig bis flach abgeschrägt	stufig	stufig	fast flach, mit radiären Einkerbungen
Quervorsprung, Lage	bis Rand, direkt in Zahnausschnitt	nicht bis Rand	meist fast bis Rand, auf Höhe des Zahns oder caudal davon	nicht bis Rand	nach caudal zur Schnabelwurzel abgebogen
Relief des lebenden Gewebes unter Quervorsprung	fingerförmige Papillen	fingerförmige Papillen	fingerförmige Papillen	fingerförmige Papillen	ohne Relief
Hornoberfläche der Gaumenplatte	matt, rau	irisierend, glatt	glatt	glatt, z. T. abschülfernd	glatt, glänzend
Gaumenleisten	—	+	+	—	+
Wölbung	ausgeprägt	ausgeprägt	mittelmäßig	ausgeprägt	mittelmäßig

Relief des lebenden Gewebes unter Gaumenplatte	dichter Besatz mit fingerförmigen Papillen	Leisten	Leisten, selten Reihen fingerförmiger Papillen	ohne Relief	Leisten
Verbindungshaut	typische Ausbildung	typische Ausbildung	stark reduziert, Ausnahmen bei <i>Platyercini</i>	—	—
Limen	deutlich, mit ange-deuteten Papillen	deutlich, mit Papillen	deutlich, selten mit Papillen	—	—
unpaarer Gaumen	typisch	typisch	verschieden	typisch	typisch
Gaumenlappen	reduziert; Ausnahme: <i>Nymphicus</i>	typisch	verschieden	stark reduziert	verschieden
Querfalte	schwach bis reduziert	deutliche Falte	schwach	reduziert	verschieden
unpaarer Abschnitt der Choanenregion	sehr kurz, ca. 1/12	ca. 1/4	verschieden	ca. 1/4	ca. 1/4
Choanenfalten	abgewinkelt	parallel	abgewinkelt	abgewinkelt	abgewinkelt
Choanenrandpapillen	+	+	+	—	+
Gaumenpapillenreihe	—	+	+	+	+
ventrale Mündungen der Choanendrüse	—	in 2 Rinne	verschieden	auf der ganzen Choanenregion verteilt	—
Anordnung der Mündungen der Gaumendrüse	paarige Längsreihen	x-förmige Reihen	paarige Längsreihen	verteilt auf vordere 4/5 der Gaumendrüse	paarige Längsreihen
caudaler Rand der Gaumendrüse	flach	tiefe Falte	verschieden, nie Falte	Wulst	tiefe Falte

Tabelle 18: Psittacidae: Merkmale am Unterschnabel zur Diagnostizierung der Unterfamilien

	Cacatuinae	Loriinae	Psittacinae	Psittichadinae	Loriculinae
Unterschnabel- wurzel-Ausschnitt durch den Dillen- winkel	deutlich	flach	verschieden	tief	tief
Kinnhöhle	+	+	+	—	—
Gonys	stark gebogen	fast gerade	gebogen	gebogen	gebogen
Unterschnabel- schneide	sehr scharf	stumpf	scharf	stumpf	stumpf
Schnabelpapillen- mündungen	lingual der Schneide	direkt auf Schneide	lingual der Schneide	direkt auf Schneide	direkt auf Schneide
Ausschnitt zwischen Unterschnabel- schneide und Seiten- rand	meist sehr deutlich	—	verschieden	deutlich	—

Die hier vorgenommene Bündelung von Gattungen innerhalb der Psittaci beruht auf zwei verschiedenen Prinzipien. Im einen Fall können die einzelnen Gattungen aufgrund mehrerer gemeinsamer, differentialdiagnostischer Merkmale zu klar abgegrenzten Gruppen zusammengefaßt werden. Auf diesem Prinzip beruht die Gliederung der Psittacidae in die Unterfamilien Cacatuinae, Loriinae, Psittacinae, Psittichadinae und Loriculinae (vergl. Tab. 16, 17, 18, 19) oder jene der Psittacinae in die Tribus Platycercini, Psittaculini und Psittacini (Tab. 22). Die Gruppen gleicher Kategorien (Unterfamilien, bzw. Tribus) sind so scharf voneinander abgegrenzt, daß sich durch die hier berücksichtigten Merkmale keine schlüssigen Hinweise für nähere Beziehungen zwischen ihnen ergeben.

Im anderen Fall können Gruppen auch anhand von Entwicklungsreihen festgelegt werden. Dies ist dann möglich, wenn Merkmale verschiedene Ausbildungen zeigen, die je für eine bestimmte Anzahl von Gattungen charakteristisch sind. Je mehr solch variierender Merkmalsausprägungen vorhanden sind, umso besser lassen sich Gattungen durch unterschiedliche Merkmalsüberschneidungen aneinanderreihen. Größtenteils auf diesem Prinzip beruht die Bündelung der Psittacinae-Arten zu den Tribus der Platycercini und Psittaculini (vergl. Tab. 4, 7, 8, 9, 11). Falls von einem Merkmal die primitive von der abgeleiteten Ausbildung unterschieden werden kann, so ist es sogar möglich, die Richtung solcher Entwicklungsreihen zu bestimmen. Dabei wird angenommen, daß Arten, die primitive Merkmale besitzen, vom ursprünglichen Stamm isoliert wurden, bevor die abgeleiteten Merkmale entwickelt wurden. Die in dieser Weise rekonstruierte Evolutionsrichtung wird umso wahrscheinlicher, je mehr als primitiv gewertete, voneinander unabhängige Merkmale nur an einem Ende und somit am Beginn einer Entwicklungsreihe auftreten.

5.4.1. Cacatuinae

Die Cacatuinae bilden eine klar abgrenzbare Gruppe, die aufgrund der Trinkmethode und der hier berücksichtigten morphologischen Merkmale (Tab. 16, 17, 18, 19) keine Beziehungen zu den anderen Unterfamilien erkennen läßt und wahrscheinlich eine längere, selbständige Entwicklung hinter sich hat. So haben sie die extreme Spezialisierung auf Samen und Nüsse in spezifischer Weise, und deshalb wahrscheinlich teilweise unabhängig von den übrigen Psittaci, erreicht (s. 5.2.1.).

Während die systematische Sonderstellung der Kakadus innerhalb der Papageien meist aufgrund äußerer und ethologischer Merkmale kaum angezweifelt worden ist, blieb die systematische Stellung von *Nymphicus* umstritten. In die Verwandtschaft der Platycercini (Psittacinae) wurde er von Reichenow (1881, 1913), Berlioz (1941), Verheyen (1956), Boetticher (1959), Brereton & Immelmann (1962), Brereton (1963), Stresemann & Stresemann (1966), Immelmann (1972) gestellt, in jene der Cacatuinae hingegen von Finsch (1867), Salvadori (1891), Peters

Tabelle 19: Psittacidae: Merkmale an der Zunge zur Diagnostizierung der Unterfamilien

	Cacatuinae	Loriinae	Psittacinae	Psittichadinae	Loriculinae
Allgemeine Proportionen der Zunge	kurz, schmal, nach hinten verbreitert	lang, schmal	verschieden, Zungenspitze etwas verbreitert	lang, breit	verschieden
Schleimhaut der Zungenunterseite	derb, ohne Papillen	mit kleinen Papillen dicht besetzt	verschieden	ohne Papillen	ohne Papillen
Mündung der Unterzungendrüse, zwischen Zungen- und Nagelwurzel	1/2	unteres 1/5	1/2	1/2	unteres 1/3 bis 1/2
Körper der Unterzungendrüse caudal bis gegenüber	Anfang Larynxspalte	Larynxpapillenreihe	ca. Mitte Larynxspalte, verschieden	erstes Viertel Larynxspalte	Ende Larynxspalte
Nagel	kurz	lang	mittel	lang	lang
Schleimhautrand apikal vom Nagel	so lang wie Nagel	—	verschieden	sehr kurz	—
Zungenspitze	knopf- oder muldenförmig, ohne deutliche Radiärrinnen	Papillen hufeisenförmig um Spadix angeordnet	flach oder löffelförmig, mit deutlichen Radiärrinnen	flach; zartes Rinne relief	Medianrinne und tiefe Radiärrinnen
Schleimhaut des Zungenrückens	fast glatt	querverlaufende Schleimhautleisten	verschieden	glatt	wie Zungenspitze
Mündungen der paarigen Zungen-drüsen	auf Zungenrücken, etwa auf Höhe des Zungenflügelwinkels	lateral, weit apikal vom Zungenflügelwinkel	verschieden	zahlreich; lateral und beim Zungenflügelwinkel	lateral, etwa auf Höhe des Zungenflügelwinkels

caudaler Abschnitt der Zungenflügel	—	sehr lateral an- setzend und klein	meist deutlich ausgebildet, ver- schieden	sehr lateral ansetzend	sehr lateral ansetzend und klein
Unterkieferdrüse	an Zungenkörper anliegend	durch kurze Rinne vom Zungenkörper getrennt	durch tiefe Rinne vom Zungenkörper getrennt	an den Zungen- körper angelegt	durch tiefe Rinne vom Zungenkörper getrennt
Anzahl Mündungen der Unterkieferdrüse	meist 1	meist 4—5	verschieden (1—7)	6—12	3—4
Anzahl Mündungen der unpaaren Zungendrüse	1 oder 3 bis 6, meist halbkreisförmig angeordnet	1	verschieden	zahlreich	1 oder zahlreich
Larynxspalten- begrenzung	typisch	spangenförmig	spangenförmig	spangenförmig	spangenförmig
Larynxplatte	gewölbt	mäßig gewölbt	flach	flach	flach
caudaler Rand der Larynxplatte	flach	tiefe, wulstige Falte	mäßiger Wulst oder fast flach	mäßiger Wulst	mäßiger Wulst

(1937), Lendon (1951), Forshaw (1969, 1973), Holyoak (1972), Courtney (1974), Smith (1972, 1975). Thompson (1899) mußte die Frage offen lassen. *Nymphicus* zeigt wie die Cacatuinae und die ursprünglicheren Platycercini (*Melopsittacus*, *Neopsephotus*, *Neophema*) das ursprünglichere A-1 Carotidenmuster (Glenny 1957).

Auch anhand meiner Ergebnisse ist *Nymphicus* zu den Cacatuinae zu zählen (Tab. 20). Die einzelnen morphologischen Merkmale, in denen sich *Nymphicus* von den hier untersuchten *Cacatua* spp. unterscheidet, rechtfertigen es meines Erachtens nicht, *Nymphicus* höher als auf Gattungs-Ebene (vergl. Salvadori 1891, Forshaw 1973) von den übrigen Cacatuinae zu trennen, vor allem nicht bevor alle Arten ebenfalls genau untersucht worden sind. *Probosciger*, *Calyptrorhynchus* und *Collocephalon* dürften an bestimmten Strukturen ebenfalls spezifische Merkmalsausprägungen zeigen wie *Nymphicus*.

Tabelle 20: *Nymphicus*: Merkmalsvergleich mit den Cacatuinae und Platycercini

Merkmale ähnlich zu	Platy- cercini	Caca- tuinae	spezifische Ausbildung
Feilkerben			+
Lebendes Gewebe unter Feilkerben		+	
Quervorsprung		+	
Zahnausschnitt		+	
Gaumenplatte		+	
Lebendes Gewebe unter Gaumenplatte		+	
Oberschnabelrand			+
Verbindungshaut		+	+
Limen			+
unpaarer Gaumen			+
Gaumenlappen			+
Choanenregion		+	
Caudaler Rand der Gaumendrüse		+	
Unterschnabelschneide		+	+
Zungenform und -proportion		+	
Schleimhaut der Zungenunterseite		+	
Unterzungendrüse		+	
Nagel		+	
Zungenspitze		+	
Lage der Mündungen der paarigen Zugendrüsen		+	
Zungenflügel		+	
Unterkieferdrüsenkörper	+	+	
Mündungen der Unterkieferdrüse		+	
Mündungen der unpaaren Zungendrüse		+	
Larynxspalte		+	
Larynxplatte		+	
Trinken		+	

Im Gegensatz zu Courtney (1974) neige ich dazu, *Nymphicus* als eine von Kakadu-ähnlichen Vorfahren abzuleitende Form anzusehen. *Nymphicus* ist ein ausgesprochener Grassamenfresser und gleicht darin und in seiner Lebensweise und Körpergröße vielen Platycercini. Er besitzt aber gemeinsam mit den Cacatuinae alle Merkmale, die bei diesen als Anpassungen an die Ernährung mit hartschaligen Nüssen gedeutet werden können (s. 4.1.4.), Merkmale, die er bei seiner heutigen Lebensweise nicht im ursprünglichen Sinn anwenden kann. Deshalb scheint es wahrscheinlicher, daß *Nymphicus* einen spezialisierten Seitenzweig der Cacatuinae darstellt (vergl. 5.2.1.). Diese Folgerung wird durch jene Hypothese von Renzoni & Watters (1972) gestützt, die besagt, daß *Nymphicus* gegenüber den anderen Cacatuinae eine als abgeleitet gewertete Epiphysenform besitzt.

5.4.2. Loriinae

Die Loriinae sind durch spezifische Nahrungsaufnahmemechanismen und morphologische Merkmale als Pollenspezialisten gekennzeichnet und bilden eine Gruppe, die anhand der vorliegenden Ergebnisse (Tab. 16, 17, 18, 19) weder zu den Psittacinae, noch zu den Psittichadinae oder Loriculinae (vergl. Tab. 28) in eine nähere Beziehung gebracht werden kann. Innerhalb der Loriinae lassen sich die Merkmale am Schnabel-Zungen-Komplex nur bei einzelnen Gattungen für systematische Erwägungen verwenden, wie für die pazifischen Gattungen *Phigys*, *Vini*, *Charmosyna* und für die Gattung *Trichoglossus*.

Phigys, *Vini* und *Charmosyna* werden durch mehrere gemeinsame Merkmale charakterisiert: Extreme Reduktion der Feilkerben, Gaumenplatte mit vorragenden Hornschuppen, sehr lange Papillen an der Zungenspitze und median verwachsene Zungenflügel. Im Gegensatz zu den anderen Loriinae (Brereton & Immelmann 1962, Ulrich, Ziswiler & Bregulla 1972, eig. Beobachtung) führen *Vini* und *Charmosyna* das Kopfkrazen über dem Flügel aus. Eine engere Verwandtschaft dieser drei Gattungen gegenüber den übrigen Loriinae ist deshalb anzunehmen, wie dies auch Amadon (1942) bemerkte. Aufgrund von Färbungs- und Gefiedermerkmalen wurde *Phigys* von Finsch (1867) und Finsch & Hartlaub (1867) zur Gattung *Lorius* gezählt, und auch Boetticher (1959) fand Ähnlichkeiten zwischen den beiden Gattungen; eine nähere Verwandtschaft kann jedoch anhand der vorliegenden Untersuchungen nicht bestätigt werden.

Im Vergleich zu *Trichoglossus haematodus* ssp. und *T. ornatus* zeigen *T. iris* und auch *T. johnstoniae* morphologische Besonderheiten, die als Tendenz zur Granivorie interpretiert werden können, doch unterscheiden sich diese beiden Arten deutlich voneinander in mehreren Merkmalen (Tab. 21). Möglicherweise sind sie unabhängig voneinander zu einer vermehrten Samenernährung übergegangen (s. 5.2.1.). Peters (1937) faßte sie in der Gattung *Psitteuteles* zusammen, Boetticher (1959) räumte ihnen dort Untergattungsrang ein. Forshaw (1973) zählte sie zu *Trichoglossus*, bemerkte aber einleitend, er sei von der Zusammensetzung dieser Gattung nicht „überzeugt“. Meine Ergebnisse weisen ebenfalls auf eine hete-

Tabelle 21: Loriinae: Unterscheidungsmerkmale zwischen *Trichoglossus haematodus*, *Trichoglossus johnstoniae* und *Trichoglossus iris*

Merkmal	<i>T. haematodus</i>	<i>T. johnstoniae</i>	<i>T. iris</i>
„Schnabellänge“	lang	kürzer	kurz
Ausprägung der Feilkerben	A, seltener B oder C	C	B, seltener A oder C
Lebendes Gewebe unter Feilkerben	schmale Wülste	schmale Wülste	zusätzliche Papillen, ähnlich den Randpapillen
Gaumenplattenmodellierung	Gaumenleisten	Gaumenleisten	stark reduziert
Gonys	gerade	schwach gebogen	stark gebogen
Unterschnabelschneide	stumpf	weniger stumpf	scharf
Mündungen der Schnabelpapillen der Unterschnabelschneide	direkt auf der Schneide	lingual, an der Schneidenkante	lingual, in deutlichem Abstand von der Schneidenkante
Papillen an der Zungenspitze	1,1 bis 1,5 mm	ca. 0,7 mm	0,5 mm, seltener 0,7 mm
Längenverhältnis; Zungenkörper :Larynxplatte	> 1	> 1	ca. 1

rogene Zusammensetzung dieser Gattung hin. Bevor aber nicht die anderen Arten der *Psittuteles*-Gruppe untersucht worden sind, ist es verfrüht, die vorliegenden Ergebnisse taxonomisch auszuwerten, obwohl *T. iris* und *T. johnstoniae* kaum zur selben Gattung zu zählen sein dürften.

5.4.3. Psittacinae

Die Psittacinae lassen sich aufgrund des charakteristischen Bewegungsablaufes beim Trinken und anhand von allen hier berücksichtigten Merkmalen von den anderen Unterfamilien klar abgrenzen (Tab. 16, 17, 18, 19). Im Vergleich zu diesen kann jedoch nur eine beschränkte Anzahl von Einzelmerkmalen am Schnabel-Zungen-Komplex zur Charakterisierung der gesamten Unterfamilie verwendet werden (s. 4.3.3., vergl. Salvadori 1891). Denn einerseits können auf-

Tabelle 2.2: Psittacinae: Merkmale zur Diagnostizierung der Tribus

Merkmale	Platyercini	Psittaculini	Psittacini
Quervorsprung seitlich			
apikale Gaumenleisten	meist auf Höhe des Zahns meist mehrere; bogenförmig oder median unterbrochen	meist caudal vom Zahn meist nur eine einzige; gewinkelt, seltener quer- verlaufend	meist caudal vom Zahn nicht ausgebildet
unpaarer Gaumen	mäßig lang; apikal ver- schmälert	kurz und breit	lang, mit medianem Längs- wulst
Schleimhaut an der Zungen- unterseite	große Falte caudal der Nagelwurzel, ausgeprägte Papillen in Querreihen	gleichmäßige Querfältelung ohne Papillen	gleichmäßige Querfältelung ohne Papillen
Ansatz des caudalen Zungenflügelabschnitts	median	lateral	eingeschnitten
Carotidenverlauf (Glenny 1957)	A-1 und A-2s	A-1	A-2s
Besonderheiten	meist lange, typische Gau- menlappen; Stufenbildung durch Verbindungshaut (<i>Melopsittacus</i> , <i>Neopsepho-</i> <i>tus</i> , <i>Neophema</i>)	keine Verbindungshaut	keine Verbindungshaut; Hautfalte caudal der Unterkieferdrüse mit Mund- höhlenwand verwachsen; Drüsenmündungen nur auf apikaler Hälfte der Gaumen- drüsenregion

grund bestimmter Merkmalsausprägungen und -kombinationen drei klar abgegrenzte Tribus unterschieden werden (Tab. 22), wobei auffällt, daß die Unterscheidungsmerkmale nicht funktionell gedeutet werden können, und andererseits ist eine starke morphologische Radiation auch innerhalb der einzelnen Tribus nachzuweisen.

Die Unterteilung der altweltlichen und australischen Psittacinae in die Tribus Platycercini, Psittaculini und Psittacini muß als ein bisher nicht in allen Teilen definitiver Bündelungsversuch betrachtet werden, da noch nicht alle Gattungen untersucht worden sind. So könnte der Umfang der einzelnen Tribus sowie die Trennungsschärfe zwischen ihnen durch die Berücksichtigung von *Pezoporus*, *Geopsittacus*, *Psittaculirostris*, *Opopsitta*, *Psittacella*, *Bolbopsittacus*, *Psittinus* und *Coracopsis* verändert werden.

5.4.3.1. Platycercini

Die Platycercini zeichnen sich durch eine starke intergenerische Variation der Merkmale aus. Aber gerade deswegen erscheint die Phylogenese der Platycercini in gewissen Teilen rekonstruierbar (s. 5.4.), und Extremformen (*Prosopeia* und *Neopsephotus*) lassen sich durch eine Kette von Formen mit intermediären Merkmalskombinationen einer bestimmten Evolutionsreihe zuordnen (Tab. 4, 5, 7). Die systematische Stellung von *Melopsittacus* aber bleibt problematisch, da er als einzige Gattung mit keinem Merkmal eindeutig an die übrigen Platycercini angeschlossen werden kann. Neue Aspekte zu diesem Problem dürften sich wahrscheinlich nach der Untersuchung von *Pezoporus* und *Geopsittacus* ergeben.

Melopsittacus

Von Reichenow (1881), Salvadori (1891), Peters (1937), Steiner (1950), Verheyen (1956), Boetticher (1959), Forshaw (1969, 1973), Immelmann (1972), Holyoak (1973), Smith (1975) wurde *Melopsittacus* zu den Platycercini gezählt. Hingegen berücksichtigten ihn sowohl Condon (1941) als auch Cain (1955) nicht in ihrer Revision der Platycercini. Forshaw (1973) betrachtete ihn als Übergangsform zwischen den Platycercini und *Pezoporus*. Eine nähere Verwandtschaft zu *Pezoporus* als zu den Platycercini wurde von Mathews (1927), Condon (1941), Brereton (1963) und Courtney (1974) angenommen. Thompson (1899) betrachtete *Melopsittacus* aufgrund von Schädelmerkmalen und des vorhandenen Parahyalbogens des Zungenbeins als eine aberrante Form. Im Gegensatz zu den meisten Platycercini, aber gemeinsam mit *Neophema* und *Neopsephotus* zeigt *Melopsittacus* den als ursprünglich gewerteten A-1 Carotidenverlauf (Glenny 1957).

Die Schnabel- und Zungenmorphologie von *Melopsittacus* ist die bisher am besten bekannte unter den Papageien (vergl. Evans 1969, Feder 1969), sie wurde aber nicht mit derjenigen anderer Arten vergleichend bearbeitet. Die spezifischen Strukturausprägungen am Horngaumen, an der Verbindungshaut und an

der Zunge sind als Anpassungen an die Granivorie funktionell zu interpretieren (s. 4.3.4.5.; 5.1.); sie erscheinen besonders sinnvoll in Verbindung mit dem extrem kurzen Schnabel und scheinen unabhängig von den übrigen Platycercini entwickelt worden zu sein (s. 5.2.1.). Die geringe Ausbildung der Unterzungendrüse und Unterkieferdrüse steht ebenfalls mit der Granivorie im Zusammenhang (s. 5.1.3.). Weder am Gaumen, noch an der Zunge zeigt *Melopsittacus* mit den anderen Platycercini gemeinsame, nichtadaptive Merkmale (Tab. 4, 7). Die Merkmale am Unterschnabel, in denen er vor allem mit *Neopsephotus* übereinstimmt, können nicht eindeutig als Verwandtschaftskriterien gelten (Tab. 5).

Melopsittacus muß sich also sehr früh vom ursprünglichen Platycercini-Stamm gelöst und sich in Anpassung an die extremen Lebensbedingungen in Trockengebieten zu einem hochspezialisierten Grassamenfresser entwickelt haben.

Neophema und *Neopsephotus*

Neophema und *Neopsephotus* wurden von Reichenow (1881), Salvadori (1891), Peters (1937), Forshaw (1969, 1973), Holyoak (1973), Smith (1975) in einer einzigen Gattung vereinigt (*Neophema*, bzw. *Euphema*). Da sie sich in manchen Merkmalen von den übrigen Platycercini unterscheiden, wurden sie von Condon (1941), im Gegensatz zu Cain (1955), nicht in seine Revision der Platycercini einbezogen. Sie zeigen, wie *Melopsittacus*, das ursprünglichere Carotidenmuster (Brereton 1963). Dagegen weicht *Neopsephotus bourkii* in Färbung, Körperbau und anderen Merkmalen stark von den *Neophema*-Spezies i.e.S. ab. Auch sind die Hybriden von *Neopsephotus* und *Neophema* nicht lebensfähig (Immelmann 1972, Smith 1972). Bereits Finsch (1867) trennte diese Art von der Gattung *Neophema* ab, Cain (1955) bildete mit ihr eine eigene Arten-Gruppe (*Bourkii* species group) innerhalb der Gattung *Neophema*, und Boetticher (1943, 1959) folgte dem Vorschlag von Matthews (1912, zitiert nach Boetticher 1943; 1927) und bildete eine eigene Gattung *Neopsephotus*. Die übrigen 6 *Neophema* spp. wurden von Cain (1955) in zwei Arten-Gruppen eingeteilt, nämlich die „*Chrysogaster* species group“ (*N.chrysogaster*, *N.chrysostomus*, *N.elegans*, *N.petrophila*) und die „*Pulchella* species group“ (*N.pulchella*, *N.splendida*).

Neophema und *Neopsephotus* unterscheiden sich gemeinsam von den übrigen Platycercini durch die ursprüngliche Konfiguration der Choanenregion und durch das Fehlen der paarigen Zungendrüse, deren spezifische Reduktion ein abgeleitetes Merkmal darstellt, das aber von beiden Genera auch unabhängig erworben sein könnte. Die Unterzungen- und Unterkieferdrüse kennzeichnen sie als Samenspezialisten (s. 5.1.3.; 5.2.1.). Während sie nun in der Zungenstruktur völlig miteinander übereinstimmen (Tab. 7), unterscheiden sie sich am Unterschnabel aufgrund des Ausschnitts des Dillenwinkels und der relativen Länge des rhamphothekenfreien Abschnitts (Tab. 5) und differieren klar in allen Merkmalen am Gaumen, außer in der Choanenregion (Tab. 4).

Nach Abwägen aller hier berücksichtigter Merkmale, unter Einbezug des Carotidenverlaufs, ergibt sich der Schluß, daß sich *Neopsephotus* und *Neophema* vergleichsweise früh von den übrigen Platycercini (excl. *Melopsittacus*), wahrscheinlich unabhängig voneinander, gelöst haben. Denn im Gegensatz zu *Neopsephotus* weist *Neophema* bereits abgeleitete, Platycercini-typische Merkmale auf (vergl. Feilkerben, Gaumenlappen, s. 5.1.1.), so daß *Neopsephotus* die früher vom Hauptstamm abgespaltene Form repräsentieren dürfte. Der *Neophema*-Zweig hingegen scheint sich wiederum in zwei Gruppen aufgeteilt zu haben, wovon die „*Pulchella-Splendida*-Gruppe“ mit der stärker reduzierten Verbindungshaut als die abgeleitete betrachtet werden kann (s. 4.3.4.5.).

In Anbetracht dessen, daß *Neopsephotus bourkii* (Gould) sich in mehreren, komplexen Merkmalen deutlich von *Neophema* unterscheidet, scheint es angebracht, ihn in einer eigenen Gattung zu belassen.

Psephotus

Psephotus haematogaster (Gould) wurde von Mathews (1912, zitiert nach Condon 1941), Peters (1937), Condon (1941), Boetticher (1959) und Smith (1975) aufgrund der abweichenden Schwingenformel in eine eigene Gattung *Northiella* gestellt. Condon (1941) vermutete sogar eine nähere Verwandtschaft zu *Barnardius*. Cain (1955) hingegen unterschied nur noch zwei Artengruppen, nämlich die „*Haematogaster* species group“ (*P.haematogaster*) und die „*Haematonotus* species group“ (*P.haematonotus*, *P.varius*, *P.chrysopterygius*), und Forshaw (1969, 1973), Immelmann (1972), Holyoak (1973) faßten alle vier Arten unter dem Genus *Psephotus* zusammen. Wie die meisten Platycercini (excl. *Melopsittacus*, *Neopsephotus*, *Neophema*) zeigt *Psephotus* das abgeleitete A-2s Carotidenmuster (Glenny 1957).

In den hier untersuchten Merkmalen nimmt *Psephotus* eine Zwischenstellung zwischen *Neophema* und *Barnardius* bzw. *Platycercus* ein. Das Gaumenleistenmuster ist von demjenigen von *Neophema* ableitbar (s. 4.3.4.5.). Verbindungshaut, Limen und unpaarer Gaumen weisen in die Richtung von *Barnardius* und *Platycercus*, und die Choanenregion zeigt eine intermediäre Ausbildung zwischen diesen und *Neophema* (Tab. 4). An der Zunge ist die Lage der paarigen Zungendrüsenmündungen spezifisch, d.h. sowohl von *Neophema* als auch von *Platycercus* verschieden (Tab. 7). Die Unterkieferdrüsen charakterisieren den Samenspezialisten (s. 5.1.3.; 5.2.1.). Am Unterschnabel zeigt er die Merkmale der größeren Genera (Tab. 5).

Psephotus scheint also gegenüber *Neophema* eine abgeleitete Gattung der Platycercini darzustellen. *P.haematogaster* unterscheidet sich anhand des Schnabel-Zungen-Komplexes nur in der Schnabelgröße und der stärkeren Ausprägung des Zahns von den anderen Arten. Im Vergleich zu ihm weicht *P.haematonotus* wegen des flacheren, zahnlosen Schnabels und des kürzeren unpaaren

Gaumens stärker von den congenerischen Arten ab. Deshalb rechtfertigt es sich auch aufgrund der vorliegenden Ergebnisse nicht, für *Psephotus haematogaster* eine eigene Gattung zu bilden.

Lathamus

Die systematische Stellung von *Lathamus* ist immer wieder wegen seiner eigenartigen Lebensweise und Färbung in Frage gestellt worden. Von Finsch (1867), Peters (1937), Boetticher (1959), Holyoak (1973) wurde er den Loriinae zugeordnet. Forbes (1879), Reichenow (1881), Salvadori (1891), Thompson (1899), Berlioz (1941), Verheyen (1956), Brereton (1963), Immelmann (1972), Forshaw (1969, 1973), Smith (1975) rechneten ihn jedoch zu den Platycercini. Brereton (1963) vermutete sogar eine nahe Beziehung zu *Cyanoramphus*. *Lathamus* wurde aber weder von Condon (1941) noch von Cain (1955) in die Revision der Platycercini einbezogen. Im Freiland-Verhalten zeigt *Lathamus* Ähnlichkeiten sowohl zu den Loriinae als auch zu den Platycercini (Hindwood & Sharland 1964). Wie bei den

Tabelle 23: *Lathamus*: Merkmalsvergleich mit den Platycercini und Loriinae

Merkmale	spezifische Ausbildung	ähnlich Platycercini	ähnlich Loriinae*
Feilkerben		+	
Quervorsprung		+	
Gaumenplatte		+	
Verbindungshaut		+	
Limen	+		
Form des unpaaren Gaumens		+	
Oberfläche des unpaaren Gaumens	+		
Gaumenlappen		+	
Choanenregion	+		
Form des Unterschnabels		+	
Schleimhaut der Zungenunterseite	+		
Nagel	+	+	
Ausdehnung der Unterzungendrüse			+
Gestalt der Zungenspitzenoberfläche	+		+
Schleimhaut des Zungenrückens	+		
Lage der Mündungen der paarigen Zungendrüsen		+	
Caudaler Abschnitt der Zungenflügel	+		+
Lage der Unterkieferdrüse am Zungenkörper			+
Ausdehnung der Unterkieferdrüse			+
Anzahl Mündungen der Unterkieferdrüse	+		
Larynxplatte		+	
Zungenbein (Mivart 1896)		+	
Carotidenverlauf (Glenny 1957)		+	
Trinken		+	

* vergl. auch Tab. 15

anderen Platycercini (excl. *Melopsittacus*) und im Gegensatz zu den Loriinae ist am Zungenbein kein Parahyalbogen ausgebildet (Mivart 1896). *Lathamus* zeigt den abgeleiteten A-2s Carotidenverlauf (Glenny 1957).

In den Merkmalen Limen, unpaarer Gaumen, Choanenregion und Zunge unterscheidet sich *Lathamus* von den anderen Platycercini (Tab. 4, 7); aber gerade diese Merkmalsausprägungen sind in Anpassung an seine Ernährung mit Pollen adaptiv umgestaltet und konvergent zu den ebenfalls auf Pollen spezialisierten Loriinae entwickelt worden (s. 5.2.3.; Tab. 15, 23). Hingegen sind die Gaumenlappen und die Merkmale am Horngaumen und am Unterschnabel in Platycercini-typischer Weise ausgebildet (Tab. 4, 5, 23) und zeigen somit Körnerfresser-Adaptationen. Dies hängt sicher zumindest teilweise auch mit der im Vergleich zu den Loriinae ausgeprägteren Granivorie zusammen; und wie Güntert & Ziswiler (1972) zeigen konnten, weist auch der Verdauungstrakt, im Gegensatz zu demjenigen der Loriinae, keine Anpassungserscheinungen an die Pollennahrung auf. Die Trinkmethode von *Lathamus* entspricht derjenigen der übrigen Psittacinae und unterscheidet sich grundlegend von derjenigen der Loriinae (Tab. 16).

Das Gaumenleistenmuster auf der Gaumenplatte weist nun *Lathamus* eindeutig in die Platycercini-Verwandtschaft, und zwar wahrscheinlich in die Nähe einer *Psephotus*-ähnlichen Form und nicht der *Barnardius*-*Platycercus*-*Cyanoramphus*-Gruppe (Tab. 4, Abb. 35).

Purpureicephalus

Purpureicephalus fällt durch seinen stark verlängerten Schnabel und seine einzigartige Färbung unter den Platycercini auf. Seine beschränkte geographische Verbreitung im Südwesten Australiens, die für eine australische Gattung einzigartig ist, weist darauf hin, daß es sich um ein Relikt einer früher weiter verbreiteten Formen-Gruppe handelt (Serventy & Whittell 1967). Nach Finsch (1867), Reichenow (1881), Salvadori (1891), Boetticher (1959), Serventy & Whittell (1967) steht er den Gattungen *Platycercus* und *Barnardius* nahe. Cain (1955) hat ihn in die Gattung *Eunymphicus* einbezogen. Condon (1941) postulierte aber eine unabhängige Entwicklung von *Purpureicephalus* aus dem ursprünglichen Platycercinen-Stamm.

In der Konfiguration der Ohrregion am Schädel (auditory region) gleicht er *Psephotus* und *Barnardius* und unterscheidet sich von *Platycercus*. Der lange Schnabel wird als Adaptation an die Ernährung mit *Eucalyptus calophylla*-Samen gedeutet (Forshaw 1969). Dieser spezialisierte Schnabelbau erlaubt aber trotzdem die Ernährung mit anderen Samenarten und Früchten.

In den meisten Merkmalen des Nahrungsaufnahmeapparates stimmt *Purpureicephalus* mit den übrigen Platycercini (excl. *Neophema*, *Neopsephotus*, *Melopsittacus*) überein (Tab. 4, 5, 7). Einzelne spezifische Merkmale, wie die Vermehrung

der Gaumenleisten und die Verlagerung der Unterzungendrüse, sind als Folgeerscheinungen der starken Verlängerung des Schnabels und des Zungenkörpers zu verstehen. Das Verteilungsmuster der Gaumenleisten weist darauf hin, daß sich *Purpureicephalus* unabhängig von *Platycercus* und *Barnardius* vom gemeinsamen Stamm entwickelt hat (s. 4.3.4.5.; Tab. 4; Abb. 35).

Nicht völlig klar ist aber die Bedeutung des verlängerten Schnabels und des langen, weit nach caudal reichenden Unterkieferdrüsenkörpers. Beide Merkmale treten im allgemeinen im Zusammenhang mit einer vorwiegend nicht-granivoren Ernährung auf. Da ein langer Schnabel mechanisch ungünstiger gebaut ist für die Samenbearbeitung, ist es umso bemerkenswerter, daß anscheinend in Verbindung mit der Granivorie diese Spezialisationsrichtung eingeschlagen worden ist. Folgende Hypothese wäre denkbar: *Purpureicephalus* stellt den Rest einer früher weiterverbreiteten, fructivoren oder wurzelfressenden, langschnäbligen Form dar und hat sekundär seinen Schnabel für die Gewinnung der *Eucalyptus calophylla*-Samen eingesetzt.

Platycercus und *Barnardius*

Condon (1941) trat aufgrund von Schädel- und Färbungsmerkmalen für die Beibehaltung der Gattung *Barnardius* ein, wie wir sie bei Salvadori (1891) finden und wie sie von Cain (1955), Forshaw (1969, 1973) und Immelmann (1972) anerkannt wurde. Hingegen haben Peters (1937) und Boetticher (1959) alle Formen in der Gattung *Platycercus* vereinigt. *Platycercus* unterscheidet sich in der Konfiguration der Ohrregion am Schädel (auditory region) von den anderen *Platycercini* (Thompson 1899, Condon 1941) (vergl. aber *Cyanoramphus*, *Eunymphicus*).

Platycercus und *Barnardius* zeichnen sich gemeinsam gegenüber den bisher behandelten Gattungen durch das besondere Gaumenleistenmuster aus und auch durch den relativ längeren unpaaren Choanenabschnitt, beides abgeleitete Merkmale (s. 4.3.4.5.; Tab. 4; Abb. 35, 37). Sie unterscheiden sich in der Schnabelgröße, in der Ausprägung des Ausschnitts am Dillenwinkel und in der relativen Länge des rhamphothekenfreien Abschnitts auf der Unterkiefersymphyse (Tab. 5). Die Unterkieferdrüse kennzeichnet beide Gattungen als weniger exklusive Samenspezialisten im Vergleich zu *Psephotus*, *Neophema*, *Neopsephotus* und *Melopsittacus*.

Cyanoramphus

Cyanoramphus zeigt eine weite insuläre Verbreitung, die heute von Neuseeland und seinen umliegenden Inseln bis Neukaledonien reicht. Condon (1941), Verheyen (1956) und Holyoak (1973) stellten in der Konfiguration der Ohrregion (auditory region) Ähnlichkeiten zwischen *Cyanoramphus* und *Platycercus* fest. *Cyanoramphus* zeigt in vielen Merkmalen starke Affinitäten zu *Eunymphicus* (s. dort).

Cyanoramphus stimmt in fast allen hier berücksichtigten Merkmalen mit *Platycercus* überein, außer in der Schnabelgröße und in den größenabhängigen Unterschnabelmerkmalen (s. 4.3.4.2.), sowie in der reduzierten Anzahl der Gaumenleisten (Tab. 4, Abb. 35). Wegen seiner weiten Verbreitung auf Inseln, die sehr verschiedene Biotope darstellen können, variieren einzelne adaptive Merkmale, wie die Unterkieferdrüse (s. 4.3.4.5.).

Aufgrund des Gaumenleistenmusters und der Konfiguration der Ohrregion ist *Cyanoramphus* wahrscheinlich von einer *Platycercus*-ähnlichen Form abzuleiten.

Eunymphicus

Diese auf Neukaledonien und die Loyalitätsinseln beschränkte Gattung weist starke Affinitäten zu *Cyanoramphus* auf (Reichenow 1881, Salvadori 1891, Peters 1937, Boetticher 1957, Forshaw 1973, Holyoak 1973, Smith 1975). Cain (1955) glaubte sie nahe verwandt mit *Purpureicephalus*. Thompson (1899) beobachtete Ähnlichkeiten in der Konfiguration der Ohrregion (auditory region) zwischen *Eunymphicus* und *Platycercus* (*Cyanoramphus* fehlt in seiner Untersuchung), zum selben Ergebnis kam Holyoak (1973), der die Ohrregion aller drei Arten untersuchte. Brereton (1963) sah eine enge Verwandtschaft zu *Platycercus*. Finsch (1867) reihte *Eunymphicus* zwischen *Prosopeia* und *Alisterus* ein, wobei er eine nahe Beziehung zwischen den ersten beiden Genera vermutete.

An Gaumen und Unterschnabel stimmt *Eunymphicus* weitgehend mit *Cyanoramphus* überein (Tab. 4, 5), nur das Gaumenleistenmuster zeigt weitere Reduktionserscheinungen (s. 4.3.4.5.; Abb. 35). An der Zunge steht der im Vergleich zu den anderen *Platycercini* kürzere Schleimhautrand apikal des Nagels und die längere Unterkieferdrüse mit der ausgeprägteren Fructivorie im Zusammenhang (Tab. 6, 7; s. 5.2.2.).

Eunymphicus ist wahrscheinlich aus einer *Cyanoramphus*-ähnlichen Form entstanden.

Prosopeia

Die nur auf Fidschi vorkommende Gattung wurde von Finsch (1867), Reichenow (1881), Thompson (1899), Verheyen (1956), Forshaw (1973) mit *Aprosmictus*, *Alisterus* und *Polytelis* zu den *Platycercini* gezählt; zu den *Psittaculini* gerechnet wurden diese Gattungen hingegen von Salvadori (1891), Boetticher (1959), Smith (1975). Finsch (1867) sah jedoch eine nahe Beziehung von *Prosopeia* zu *Eunymphicus*. *Prosopeia* unterscheidet sich von *Aprosmictus*, *Alisterus*, *Polytelis* durch das abgeleitete A-2s Carotidenmuster (Glenny 1957, Brereton 1963, Smith 1975) und gleicht darin den meisten *Platycercini*, so daß auch aus diesem Grund Amadon (1942) für *Prosopeia* und *Alisterus* die Trennung mindestens auf Gattungsebene verlangte.

Tabelle 24: *Prosopeia*, *Polytelis*, *Alisterus*, *Aprosmictus*;
Merkmalsvergleich mit den Platycercini und Psittaculini.

Plat = ähnlich Platycercini

Psitt = ähnlich Psittaculini

spez = spezifische Ausbildung

	<i>Prosopeia</i>			<i>Polytelis</i>			<i>Alisterus</i> , <i>Aprosmictus</i>		
Merkmale	Plat	Psitt	spez	Plat	Psitt	spez	Plat	Psitt	spez
Gaumenleisten	+		+		+			+	
Limen	+	+				+	+	+	
unpaarer Gaumen	+				+			+	
Gaumenlappen	+					+			+
unpaarer Abschnitt der Choanenregion	+				+			+	
ventrale Mündungen der Choanddrüse	+					+			+
Schleimhaut der Zungenunterseite	+				+			+	
Schleimhaut des Zungenrückens	+				+			+	
caudaler Abschnitt der Zungenflügel	+				+	+		+	
Anzahl Mündungen der Unterkiefer- drüsen			+		+	+		+	
Anzahl Mündungen der unpaaren Zungendrüse			+	+	+		+	+	
Carotidenverlauf (Glenny 1957, Brereton 1963)	+				+			+	
Schädelmorphologie (Thompson 1899)	+			+			+		

Prosopeia stimmt, im Gegensatz zu *Aprosmictus*, *Alisterus* und *Polytelis* (Tab. 24), in den Merkmalen am Gaumen, am Unterschnabel und an der Zunge weitgehend mit *Eunymphicus* überein (Tab. 4, 5, 7). Das Gaumenleistenmuster ist zwar stark reduziert, aber von demjenigen von *Eunymphicus* (evtl. auch von *Cyanoramphus* oder sogar von *Platycercus*) abzuleiten (s. 4.3.4.5.; Abb. 35). Die längere Unterkieferdrüse und der schmale Schleimhautrand apikal vom Nagel steht im Zusammenhang mit der ausgeprägteren Fructivorie (s. 5.2.2.). Auch der Vergleich von Gefiedermerkmalen läßt eine Verwandtschaft zwischen *Prosopeia* und *Eunymphicus* wahrscheinlicher erscheinen als eine zwischen *Prosopeia* und *Alisterus*.

Prosopeia kann von einem *Eunymphicus*-*Cyanoramphus*-ähnlichen Stamm abgeleitet werden und hat sich in Anpassung an die Waldbiotope von Fidschi zu einer eher fructivoren Form entwickelt.

5.4.3.2. Psittaculini

Auch die Psittaculini zeigen inter- oder sogar intragenerisch unterschiedliche Merkmalsausprägungen an bestimmten Strukturen des Schnabel-Zungen-Komplexes, die sich manchmal voneinander ableiten lassen. Die Extremformen können, wie bei den Platycercini, durch Formen intermediärer Merkmalskombinationen miteinander verbunden werden.

Agapornis

Als einzige Gattung der Psittaculini ist *Agapornis* endemisch für Afrika. Meist wurde sie in die Nähe von *Bolbopsittacus* und *Psittinus* (Reichenow 1881, Salvadori 1891, Peters 1937, Moreau 1948, Verheyen 1956, Brereton 1963) oder von *Psittacula* (Boetticher 1959) gestellt. Eine nähere Verwandtschaft zu *Loriculus* wurde von Finsch (1867), Salvadori (1891), Peters (1937), Moreau (1948), Dilger (1960), Brereton (1963), Smith (1975) angenommen (vergl. Loriculinae). Thompson (1899) zufolge weicht *Agapornis* in den Schädelmerkmalen stark von den übrigen Psittaculini ab. Innerhalb der Gattung kann eine ursprüngliche Gruppe (*A. cana*, *A. pullaria*, *A. taranta*) und eine evoluierte Gruppe (*A. personata* spp.) unterschieden werden; *A. roseicollis* nimmt eine Übergangsstellung ein (Moreau 1948, Dilger 1960). Moreau sah eine besonders enge Beziehung zwischen *A. pullaria* und *A. taranta*. Aufgrund des Verhaltens betrachtete Hampe (1957) *A. pullaria* als ziemlich aberrant von den übrigen *Agapornis*-Arten und sah größere Ähnlichkeiten zwischen *A. cana* und *A. taranta*.

Die Gattung *Agapornis* ist durch mehrere Tribus-charakterisierende Merkmale mit den übrigen Psittaculini verbunden: Gaumenleistenmuster, Form des unpaaren Gaumens, lateraler Ansatz des caudalen Abschnitts der Zungenflügel (Tab. 22). Sie unterscheidet sich aber von ihnen durch gattungsspezifische Merkmale:

Tabelle 25: *Agapornis*: Merkmale am Gaumen zur Diagnostizierung der Arten

	<i>Agapornis cana</i>	<i>Agapornis pullaria</i>	<i>Agapornis taranta</i>	<i>Agapornis roseicollis</i>	<i>Agapornis personata</i> ssp.
Feilkerben	querverlaufend		gewinkelt	caudal quer- verlaufend, apikal gewinkelt	gebogen — gewinkelt
Feilkerbenabstand, in mm				0,4—0,6	
Lage der caudalen Gaumenleisten, in Bruchteilen der Gaumenplatte	1/3	1/4	1/3	1/3	1/3
Anzahl der apikalen Gaumenleisten	1	1	1	2	3 (evtl. 2—4)
Verlauf der apikalen Gaumenleisten	schwach gewinkelt	gewinkelt		vordere: gewinkelt	vordere: gebogen
				hintere: querverlaufend oder schwach gebogen	
Limben	5—7 Papillen	ca. 7 Papillen, abgerundet, schwach ausgeprägt	meist ohne Papillen; selten Andeutungen einzelner Papillen		

Tabelle 26: *Agapornis*: Merkmale am Unterschnabel und an der Zunge zur Diagnostizierung der Arten

	<i>Agapornis cana</i>	<i>Agapornis pullaria</i>	<i>Agapornis taranta</i>	<i>Agapornis roseicollis</i>	<i>Agapornis personata</i> sspp.
Unterschnabel: Frontal- und Seiten- fläche	fast rechtwinklig zueinander stehend	rund			
Ausschnitt des Dittwinkels	sehr flach	deutlich		sehr flach	
rhamphotokeken- freier Abschnitt, in Bruchteilen der Unterschnabellänge	1/3	1/5	1/3	1/3	1/3
Ausschnitt zwischen Unterschnabel- schneide und Seiten- rand	deutlich	schwach	deutlich		
Schleimhautrand an Zungenspitzenunter- seite, in Bruchteilen der Nagellänge	1/2	1/3	1/2	1/2	1/2, selten 1/3
Mündungen der paar- rigen Zungendrüse	etwas medial	lateral		etwas medial	
Anzahl Mündungen Unterkieferdrüse (Tab. 10)	1	3	1	1 bis 2	1 bis 2
caudaler Rand der Unterkieferdrüse bis	Anfang Larynxspalte	Ende Larynxspalte		1/3 bis 1/2 Larynxspalte	

Schleimhaut der Zungenunterseite mit verstreuten Papillen, Form der Gaumenlappen, Querrinnenstruktur auf dem Zungenrücken, sowie die sehr kurze Unterzungendrüse, die wahrscheinlich auch mit der granivoren Ernährungsweise zusammenhängt (Tab. 8, 9, 11). Die primitive Konfiguration der Choanenregion dagegen ist auch noch bei *Prioniturus* zu finden (s. 4.3.5.5.; Abb. 37).

Innerhalb der Gattung ist eine starke Radiation der Merkmale am Schnabel-Zungen-Komplex zu beobachten (vergl. Tab. 25, 26). *A. pullaria*, *A. cana* und *A. taranta* können aufgrund des als ursprünglich gewerteten, bei allen übrigen Psittaculini vorhandenen Gaumenleistenmusters von den beiden anderen Arten der Gattung unterschieden werden. *A. pullaria* und *A. cana* wiederum zeigen als einzige Psittaculini querverlaufende Feilkerben, ein Merkmal, das als ursprünglich zu werten ist (s. 5.1.1.).

A. pullaria besitzt mehrere Merkmale, die denjenigen der anderen Psittaculini gleichen, und durch die sie eine Sonderstellung innerhalb ihrer Gattung einnimmt, so z.B. die etwas weiter hinten gelegene caudale Gaumenleiste, der kürzere Schleimhautrand vor dem Nagel, die laterale Lage der Mündungen der paarigen Zungendrüsen, der deutlichere Ausschnitt des Dillenwinkels und der kürzere rhamphothekenfreie Abschnitt auf der Unterkiefersymphyse, sowie die längere Unterkieferdrüse (Tab. 25, 26). Das letzte Merkmal weist im allgemeinen auf eine Tendenz zu nicht-granivorer Ernährung hin. Da aber *A. pullaria* in ihrer Ernährungsweise nicht von den anderen *Agapornis*-Spezies abzuweichen scheint, könnte es sich hier um ein mit den Psittaculini gemeinsames, für die Gattung ursprüngliches Merkmal handeln.

A. cana besitzt mit den anderen *Agapornis* spp. (excl. *A. pullaria*) mehrere gemeinsame Merkmale (Tab. 25, 26), die jedoch wahrscheinlich keine Bedeutung als Verwandtschaftskriterien haben. Außerdem zeichnet sie sich durch den fast eckigen Unterschnabel, die deutlichen Papillen auf dem Limen und die schwach gewinkelte apikale Gaumenleiste aus. Die sehr kurze Unterzungendrüse und Unterkieferdrüse mit nur einer Mündung stehen mit ihrer ausgeprägten Granivorie im Zusammenhang.

A. taranta stimmt mit *A. pullaria* in der Lage der Mündungen der paarigen Zungendrüse und in der Ausdehnung der Unterkieferdrüse überein, aber nicht in deren Mündungsanzahl. In den Merkmalen des Limen und des Unterschnabels gleicht sie *A. roseicollis* und *A. personata*.

A. personata unterscheidet sich von *A. taranta* in der Lage der Mündungen der paarigen Zungendrüsen, in der Größe der Unterkieferdrüse und im Gaumenleistenmuster.

A. roseicollis stimmt in den meisten Merkmalen, mit Ausnahme der Feilkerben und des Gaumenleistenmusters, mit *A. personata* überein. Dadurch nimmt sie eine Übergangsstellung zwischen *A. personata* einerseits und *A. pullaria*, *A. cana* und *A. taranta* andererseits ein (Abb. 36).

Aus der Analyse der morphologischen Merkmale am Schnabel-Zungen-Komplex lassen sich folgende Schlüsse hinsichtlich der evolutiven Differenzierung der *Agapornis*-Gruppe ziehen: *Agapornis* muß sich sehr früh vom Psittaculini-Stamm gelöst haben (vergl. querverlaufende Feilkerben, primitive Choanenregion). *A. pullaria* und *A. cana* sind als besonders ursprüngliche Formen zu betrachten; während aber *A. pullaria* noch mehrere gemeinsame Merkmale mit anderen Psittaculini aufweist und deshalb der Stammform nahe stehen dürfte, hat sich *A. cana*, wahrscheinlich unabhängig von den anderen Arten, zu einem extremen Samenspezialisten entwickelt. *A. taranta* und *A. roseicollis* sind möglicherweise selbständig aus einer ursprünglichen, vielleicht *pullaria*-ähnlichen Form hervorgegangen. *A. personata* repräsentiert die am stärksten abgeleitete Form der Gattung (s. 5.2.1.).

Innerhalb der Gattung *Agapornis* ist es also möglich, aufgrund von morphologischen Merkmalen am Schnabel-Zungen-Komplex, von Gefiedermerkmalen, von zoogeographischen und ethologischen Merkmalen, d.h. aufgrund mehrerer voneinander unabhängiger Merkmalskomplexe, mit übereinstimmendem Ergebnis primitive von abgeleiteten Formen zu unterscheiden.

Prioniturus

Diese Gattung wird durch die charakteristische Spatelform der mittleren Schwanzfedern gekennzeichnet. Forshaw (1973) betrachtete *Prioniturus* als näher verwandt zu *Geoffroyus*, in dessen Nähe ihn auch die meisten Autoren gestellt haben. Verheyen (1956) und Smith (1975) sahen aber engere Beziehungen zu *Psittacula*, *Tanygnathus* und *Mascarinus*. Die Schädelmorphologie ist bisher nicht untersucht worden.

Von den anderen Psittaculini unterscheidet er sich durch die ursprüngliche Konfiguration der Choanenregion (s. 4.3.5.5.; Abb. 37) und die mediane Lage der Mündungen der paarigen Zungendrüsen; beide Merkmale sind auch bei *Agapornis* vorhanden (Tab. 8. 11). Mit *Psittacula* und *Geoffroyus* hat er die strukturlose Zungenrückenschleimhaut gemeinsam, was ebenfalls ein ursprüngliches Merkmal ist (s. 5.1.3.). Die unpaare Zungendrüse gleicht mit ihren zahlreichen Mündungen derjenigen von *Geoffroyus*. Der Unterschnabel und die Gaumenlappen stellen jedoch spezifische Merkmale dar (Tab. 9). Während *P. luconensis* in der Größe der Unterkieferdrüse den anderen Psittaculini gleicht, zeichnet sich *P. platurus* durch eine stark verlängerte Drüse aus, was im Zusammenhang mit der ausgesprochen fructivoren Ernährung zu stehen scheint.

Prioniturus muß sich früh vom Stamm der übrigen Psittaculini gelöst und eine selbständige Entwicklung eingeschlagen haben. Unter den hier bearbeiteten Psittaculini nimmt er eine isolierte Stellung ein; gewisse Ähnlichkeiten sind am ehesten zu *Geoffroyus* erkennbar. Wahrscheinlich hat innerhalb des Genus eine ernährungsadaptive Radiation stattgefunden.

Geoffroyus

Thompson (1899) stellte eine große Ähnlichkeit in den Schädelmerkmalen zwischen *Geoffroyus* und *Eclectus* fest. Er erwähnte jedoch gleichzeitig mehrere Unterschiede, die er als geringfügig, aber doch als bemerkenswert für nah verwandte Gattungen erachtete. Eine nähere Beziehung zu *Eclectus* sahen auch Verheyen (1956) und Smith (1975).

Geoffroyus besitzt wie die meisten Psittaculini einen langen unpaaren Choanenabschnitt, aber die zahlreichen ventralen Choanendrüsenmündungen weisen auf einen primitiven Zustand hin (s. 5.1.1.). Er gleicht *Psittacula* in den mäßig entwickelten Gaumenlappen und *Prioniturus* in der größeren Mündungsanzahl der unpaaren Zungendrüse. Die strukturlose Zungenrückenschleimhaut, ein ursprüngliches Merkmal (s. 5.1.3.), hat er mit beiden Genera gemeinsam (vergl. Tab. 8, 11). Die langen, vielmündigen Unterkieferdrüsen stehen wahrscheinlich im Zusammenhang mit seiner ausgeprägteren Fructivorie.

In Anbetracht der Gaumen- und Zungenmerkmale nimmt *Geoffroyus* eine Zwischenstellung zwischen *Prioniturus* und *Psittacula* ein, wobei er *Psittacula* näher stehen dürfte. Zu *Eclectus* sind die Beziehungen wahrscheinlich weniger eng als sie bisher angenommen wurden.

Psittacula

Verheyen (1956) und Smith (1975) sahen engere Beziehungen zu *Prioniturus*, *Mascarinus* und *Tanygnathus*. Thompson (1899) bemerkte, daß *Psittacula* im Schädelbau *Tanygnathus* gleicht. Forshaw (1973) vermutete eine nahe Verwandtschaft zwischen *Psittacula*, *Tanygnathus*, *Eclectus* und *Psittichas*.

In den hier bearbeiteten Merkmalen scheint die Gattung *Psittacula* trotz beträchtlicher Größenunterschiede im Körper und Schnabel homogener zu sein als die meisten anderen Genera der Psittaculini.

Die als abgeleitet gewertete Konfiguration der Choanenregion gleicht derjenigen von *Eclectus* und *Tanygnathus megalorhynchus*. Die Gaumenlappen ähneln denjenigen von *Geoffroyus*, hingegen ist im Vergleich mit diesem die Anzahl der Mündungen der unpaaren Zungendrüse stark vermindert. Die als primitiv gewertete, strukturlose Schleimhaut des Zungenrückens ist ein gemeinsames Merkmal mit *Geoffroyus* und *Prioniturus*. Die Unterkieferdrüsengröße steht zwischen derjenigen von *Eclectus*, *Tanygnathus* und *Geoffroyus* (Tab. 10, 11) und weist auf eine eher fructivore Ernährung hin.

Aufgrund der hier untersuchten Merkmale scheint *Psittacula* eine Zwischenstellung zwischen *Tanygnathus* und *Geoffroyus* einzunehmen.

Tanygnathus

Finsch (1867) vereinigte *Tanygnathus* mit der Gattung *Eclectus*. Berlioz (1941) stellte für beide Gattungen gemeinsame, spezifische Merkmale an der Maxille fest. Nach Thompson (1899) bestehen in der Schädelmorphologie gewisse Ähnlichkeiten zu *Eclectus*, in viel stärkerem Maß jedoch zu *Psittacula*. Verheyen (1956) und Smith (1975) postulierten eine engere Beziehung zwischen *Tanygnathus*, *Psittacula*, *Prioniturus* und *Mascarinus*.

Tanygnathus ist bezüglich der hier berücksichtigten Merkmale eine heterogene Gattung, so sind die ventralen Choanendrüsenmündungen am unpaaren Choanenabschnitt in unterschiedlichem Maße reduziert (Tab. 8), der Psittaculinitypische unpaare Gaumen ist bei *T.sumatranus* verlängert, und die charakteristische Rinnenstruktur auf dem Zungenrücken zeigt bei *T.megalorhynchus* bereits Andeutungen einer Pflastersteinstruktur. Die Gaumenlappen sind bei *T.megalorhynchus* stärker reduziert, ähnlich wie bei *Eclectus*.

Die Gattung *Tanygnathus* vereinigt Arten in sich, die Beziehungen zu *Eclectus* und *Aprosmictus*, *Alisterus*, *Polytelis* einerseits, aber auch zu *Psittacula* andererseits zeigen.

Eclectus

Im allgemeinen wurde *Eclectus* in die Nähe von *Geoffroyus* gesetzt (Reichenow 1881, Salvadori 1891, Peters 1937, Forshaw 1973, Smith 1975). Thompson (1899) bemerkte Ähnlichkeiten im Schädelbau zu *Geoffroyus* und *Coracopsis*. Finsch (1867) vereinigte *Eclectus* und *Tanygnathus* im selben Genus. Berlioz (1941) wies auf mehrere Übereinstimmungen im Schädelbau von *Eclectus* und *Tanygnathus* hin.

In den Gaumenlappen und im unpaaren Abschnitt der Choanenregion zeigt *Eclectus* am meisten Ähnlichkeit zu *Tanygnathus megalorhynchus*.

Aprosmictus, *Alisterus*, *Polytelis*

Die verschiedenen Zuordnungsvorschläge für diese Gattungs-Gruppe und ihre Beziehung zu *Prosopeia* wurden im Abschnitt über die letztere (s. 5.4.3.1.) zusammengefaßt. Cain (1955) und Immelmann (1972) wiesen auf mehrere Ähnlichkeiten zwischen *Polytelis* und den Platycercini hin. Durch diese Merkmale wurden auch viele Autoren dazu bewogen, *Polytelis* und die als nahverwandt betrachteten *Alisterus* und *Aprosmictus* zu den Platycercini zu zählen. Alle 3 Arten zeigen wie die übrigen Psittaculini den ursprünglichen A-1 Carotidenverlauf (Glenny 1957).

Im Gegensatz zu *Prosopiea* sind *Aprosmictus*, *Alisterus* und *Polytelis* den Psittaculini zuzuordnen (vergl. auch Tab. 24) und zeichnen sich durch mehrere gemeinsame Merkmale aus: Tendenz zum Querverlauf der apikalen Gaumenleiste, größere Gaumenlappen, langer, unpaarer Choanenabschnitt ohne ventrale Choanendrüseneintritte und stets deutlicher Ausschnitt am Dillenwinkel (Tab. 8, 9). Durch die charakteristische Pflastersteinstruktur zeigen sie Affinitäten zu *Eclectus* (Tab. 11) und somit auch zu *Tanygnathus* (s. 4.3.5.5.; 5.1.3.). Während *Polytelis anthopeplus* und *P. swainsonii* in mehreren zusätzlichen Merkmalen mit *Alisterus*, aber vor allem mit *Aprosmictus* übereinstimmen (Tab. 8, 9), hebt sich *P. alexandrae* durch spezifische Merkmale hervor, nämlich durch das papillenbesetzte Limen, die stark vergrößerten Gaumenlappen und die stark verkürzten Unterkieferdrüsen mit der verringerten Mündungsanzahl. Die beiden letzten Merkmale stehen mit der ausgeprägten Granivorie in Verbindung (s. 5.2.1.).

Die drei Gattungen dürften von einer *Tanygnathus-Eclectus*-nahen Form abzuleiten sein, wobei *Polytelis*, und vor allem *Polytelis alexandrae*, sich in Anpassung an ähnliche Lebensbedingungen in verschiedener Hinsicht (Lebensweise, Gefiedermerkmale) in Konvergenz zu den Platycercini entwickelt hat.

5.4.3.3. Psittacini

Psittacus und *Poicephalus*

Die verwandtschaftlichen Beziehungen der afrikanischen Gattungen *Psittacus* und *Poicephalus* zueinander und zu den übrigen Psittaci sind unklar. Finsch (1867), Reichenow (1881), Salvadori (1891), Peters (1937), Boetticher (1959) sahen *Psittacus* in der Nähe von *Coracopsis*, *Poicephalus* dagegen eher in der Nähe der südamerikanischen Arten. Verheyen (1956) und Smith (1975) betrachteten *Psittacus* und *Poicephalus* als miteinander näher verwandt. Berlioz (1941) fand für *Poicephalus* Ähnlichkeiten sowohl zu den südamerikanischen Arten wie auch zu *Psittacus* und *Psittacula*. Thompson (1899) konnte anhand der Schädelmerkmale keine Aussagen zur systematischen Stellung der beiden Genera machen. Smith (1975) trennte sie gemeinsam von den übrigen Papageien ab, da er keine überzeugenden Argumente fand, sie irgendeiner anderen Gruppe einzufügen. Die Psittacini zeigen im Gegensatz zu den Psittaculini den abgeleiteten A-2s Carotidenverlauf (Glenny 1957).

Psittacus und *Poicephalus* unterscheiden sich anhand aller morphologischen Strukturen sowohl von den Platycercini als auch von den Psittaculini (Tab. 8, 9, 11); durch mehrere gemeinsame, spezifische Merkmale bilden sie aber eine natürliche Gruppe, die den Platycercini und Psittaculini als eigene Tribus Psittacini innerhalb der Psittacinae gegenübergestellt werden kann (Tab. 22). Sie müssen sich früh vom gemeinsamen Psittacinae-Stamm getrennt haben (vergl. auch primitive Choanenkonfiguration, Abb. 37).

Psittacus und *Poicephalus* zeigen zahlreiche Unterschiede am Schnabel-Zungen-Komplex (Tab. 12), anhand der hier berücksichtigten Merkmale kann jedoch nicht entschieden werden, welche Gattung der gemeinsamen Ursprungsform näher steht.

5.4.4. *Psittrichadinae* ¹⁾

Die Stellung von *Psittrichas fulgidus* (Lesson) ist umstritten. Finsch (1867) sah eine große Ähnlichkeit zu den afrikanischen Papageien, vor allem zu *Psittacus*. Reichenow (1881, 1913) stellte ihn aber in die Nähe von *Nestor*, Salvadori (1891) hingegen mit *Coracopsis* und *Psittacus* in eine eigene Unterfamilie. Peters (1937) setzte ihn in seiner Liste zwischen *Coracopsis* und *Eclectus*. Während Verheyen (1956) eine starke Ähnlichkeit zu *Psittacus* feststellte und Brereton (1963) *Psittrichas* ebenfalls in die Nähe der afrikanischen Papageien brachte, vermutete Forshaw (1973) eine enge Verwandtschaft zu *Eclectus*. Smith (1975) nahm aber eine nahe Verwandtschaft mit den Loriinae an. Demgegenüber betrachtete Thompson (1899) *Psittrichas* aufgrund von Schädelmerkmalen als eine isolierte Form, wie auch Iredale (1956) ihn als Reliktform bezeichnete. Boetticher (1959) sah *Psittrichas* in der Nähe der „Urpapageien“ und postulierte eine eigene Unterfamilie *Psittrichasinae*. Dyck (1977), dessen Arbeit im folgenden Jahr nach Fertigstellung meines Manuskripts unabhängig von meinen Untersuchungen erschien, betrachtete *Psittrichas* als einen Abkömmling eines frühen Seitenzweiges der Psittaci, von dem möglicherweise auch die Cacatuinae abstammen. *Psittrichas* weist das abgeleitete Carotidenmuster A-2s auf (Glenny 1957).

Aufgrund meiner Ergebnisse zeigt es sich, daß *Psittrichas* keineswegs einen ursprünglichen Typ repräsentiert, sondern vielmehr eine abgeleitete, spezialisierte Form darstellen muß, die sich aber wahrscheinlich von einer frühen Abspaltung des Psittaci-Stammes entwickelt hat. Die Morphologie des Schnabel-Zungen-Komplexes und die Bewegungsphysiologie des Fressens und Trinkens sind dermaßen tiefgreifend umgestaltet worden (s. 4.4., Tab. 16, 17, 18, 19), daß für *Psittrichas* eine hohe taxonomische Einstufung und dadurch eine klare Abtrennung von den Psittacinae, denen er bisher zugeordnet worden ist, gerechtfertigt erscheint. Es empfiehlt sich deshalb, *Psittrichas* in einer eigenen Unterfamilie *Psittrichadinae* zu plazieren (vergl. 5.4.5.).

¹⁾ *Psittrichadinae* (vergl. Boetticher 1959) wird vom Genitivstamm von *Psittrichas* abgeleitet nach dem Muster *τρίχας, ἄδος* (Liddell, H. R., & R. Scott: Greek-English Lexikon. Oxford, 8th ed. 1897). Herrn John Farrand jr. danke ich für den Hinweis.

5.4.5. Loriculinae

Reichenow (1881) und Verheyen (1956) betrachteten *Loriculus* als eine aberante Form der Loriinae. Meistens wurde aber *Loriculus* in unmittelbare Nähe von *Agapornis* gesetzt (Finsch 1867, Salvadori 1891, Peters 1937, Moreau 1948, Dilger 1960, Brereton 1963, Buckley 1968, Forshaw 1973, Smith 1975). Boetticher (1959) stellte diese Gattung jedoch in eine eigene Tribus Loriculini innerhalb der Psittacinae. Die Schädelmorphologie ist von Thompson (1899) nicht untersucht worden; hingegen stellte Smith (1975) im Schädelbau eine gewisse Ähnlichkeit zu *Neophema* fest. *Loriculus* zeigt das ursprünglichere A-1 Carotidenmuster (Glenny 1957). Die nähere Verwandtschaft zwischen *Loriculus* und *Agapornis* wird vor allem auf dem ähnlichen Nestbauverhalten begründet. Nun wurde

Tabelle 27: Loriculinae: Merkmalsvergleich mit *Agapornis* und *Psittarchas*.

A = *Agapornis*

P = *Psittarchas*

spez. = spezifische Ausbildung

Merkmale ähnlich zu	<i>Loriculus galgulus</i>			<i>Loriculus vernalis</i>			<i>Loriculus philippensis</i>		
	A	P	spez.	A	P	spez.	A	P	spez.
Schnabelfarbe		+		+			+		
Feilkerben			+			+			+
Quervorsprung			+			+			+
Gaumenplatte			+			+			+
Limen		+			+			+	
unpaarer Gaumen			+			+			+
Querfalte		+				+			+
Gaumenplatte		+	+			+			+
unpaarer: paariger Abschnitt der Choanenregion		+	+		+	+			+
Mündungen der Choanendrüse	+		+	+		+	+		+
Gaumendrüse			+			+			+
M. genioglossus-Ursprung			+			+			+
Zungenunterseite		+			+			+	
Unterzungendrüse			+			+			+
Nagel			+			+		+	+
Zungenspitze			+			+			+
paarige Zungendrüse			+			+			+
Zungenflügel		+	+		+	+		+	+
Unterkieferdrüse			+			+			+
unpaare Zungendrüse	+		+	+		+		+	
Dillenwinkel		+			+			+	
Unterschnabelschneide			+			+			+
Kinnhöhle		+			+			+	
Trinken		+	+		+	+		+	+
Fressen			+			+			+
Carotiden, nach Glenny (1957)	+								

aber das Eintragen von Nestmaterial im Gefieder auch bei *Neophema splendida* (Forshaw 1969; Pepper, zitiert nach Immelmann 1972), *Neophema pulchella* (Chaffer & Miller 1946, zitiert nach Forshaw 1969) und möglicherweise auch bei *Forpus passerinus* (Perreau 1909, zitiert nach Smith 1972) beobachtet. Außerdem bestehen innerhalb von *Agapornis* artspezifische Unterschiede im Nestbauverhalten (Hampe 1957, Dilger 1960). Deshalb erscheint dieses Merkmal als Verwandtschaftskriterium nicht sehr überzeugend.

Die Loriculinae unterscheiden sich klar aufgrund aller hier berücksichtigten Merkmale des Schnabel-Zungen-Komplexes und anhand der Trinkmethode von den Psittacinae, und somit auch von den Psittaculini, denen *Agapornis* angehört (Tab. 16, 17, 18, 19). Mit *Psittirichas* sind aber mehrere gemeinsame, exklusive Merkmale festzustellen: Flacher Übergang zwischen Horngaumen und weichem Gaumen, Zungenunterseite, Zungentyp, bei dem die Zungenspitze ohne scharfe Grenze in den Zungenrücken übergeht, Zungenflügel mit stark reduziertem caudalem Abschnitt, tief eingeschnittener Dillenwinkel, Fehlen einer Kinnhöhle und gleiche Trinkmethode (Tab. 27).

Innerhalb der Loriculinae hat aber hinsichtlich der Diät, Trinkmethode und Morphologie eine starke Radiation stattgefunden (s. 4.5.2.; Tab. 13). Außerdem zeigen *L. galgulus* und *L. philippensis* je verschiedene, mit *Psittirichas* exklusiv gemeinsame Merkmale; nämlich *L. galgulus* Schnabelfarbe, Querfalte und Gaumenlappen und *L. philippensis* Nagellänge, unpaare Zungendrüse und fast ausschließlich saugend-pumpende Trinkmethode (Tab. 27).

Aufgrund der Übereinstimmungen in exklusiven Merkmalen ist eine nähere Beziehung zwischen *Psittirichas* und *Loriculus* durchaus in Betracht zu ziehen, zumal eine konvergente Entwicklung im Hinblick auf ein gemeinsames Spezialisationsziel ausgeschlossen werden kann (s. 5.3.). Um aber gesicherte Schlüsse hinsichtlich der systematischen Stellung von *Loriculus* ziehen zu können, muß zuerst die evolutive Differenzierung dieser Gattung anhand umfangreicheren Materials geklärt werden, so daß es sich empfiehlt, sie vorerst in eine eigene Unterfamilie Loriculinae einzuordnen.

5.5. Vergleich mit anderen Systemvorschlägen

Beim Vergleich verschiedener Systemvorschläge (Tab. 28) sind vor allem in der Zuordnung umstrittener Gattungen (*Nymphicus*, *Lathamus*, *Prosopeia*, *Polytelis*, *Alisterus*, *Aprosmictus*, *Loriculus*, *Psittirichas*) Unterschiede festzustellen. In den Systemvorschlägen von Verheyen (1956) und Smith (1975) werden außerdem die Beziehungen zwischen den Gruppen höherer Kategorien etwas anders beurteilt als in jenen von Salvadori (1891), Peters (1937) und Boetticher (1959).

Der Vorschlag zur Gliederung der Papageien, der auf den hier vorgelegten funktionell-morphologischen Untersuchungen basiert, zeigt außer in der Zuordnung bestimmter, bisher umstrittener Formen gewisse Ähnlichkeiten zu den Systemvorschlägen von Salvadori (1891), Peters (1937) oder Boetticher (1959). Er divergiert aber erheblich von jenen, die Verheyen (1956) und Smith (1975) vorgelegt haben.

Tabelle 28: Vergleich mit anderen Systemvorschlägen

eigener Vorschlag (s. auch Tab. 1)	Smith 1975	Boetticher 1959	Verheyen 1956	Peters 1937	Salvadori 1891
Cacatuinae (incl. <i>Nymphicus</i>)	Platyercinae Cacatulini (incl. <i>Nymphicus</i>)	Kakatoeinae (excl. <i>Nymphicus</i>)	Kakatoeidae (excl. <i>Nymphicus</i>)	Kakatoeinae (incl. <i>Nymphicus</i>)	Cacatuidae Cacatuinae Calopsittacinae (= <i>Nymphicus</i>)
Lorinae (excl. <i>Lathamus</i>)	Lorinae Lorilini (excl. <i>Lathamus</i>)	Trichoglossinae Trichoglossini (incl. <i>Lathamus</i>)	Trichoglossidae Trichoglossinae (excl. <i>Lathamus</i>)	Lorinae (incl. <i>Lathamus</i>)	Loriidae (excl. <i>Lathamus</i>)
Psittacinae Platyercini <i>Melopsittacus</i> , <i>Neopsephotus</i> , <i>Neophema</i> , <i>Psephotus</i> , <i>Lathamus</i> , <i>Purpureicephalus</i> , <i>Platycercus</i> , <i>Barnardius</i> , <i>Cyanoramphus</i> , <i>Eunymphicus</i> , <i>Prosopaea</i>	Platyercinae Platyercini (excl. <i>Prosopaea</i>)	Psittacinae Platyercini (incl. <i>Nymphicus</i>) (excl. <i>Lathamus</i> , <i>Prosopaea</i>)	Platyercidae Nymphicinae (= <i>Nymphicus</i>) Lathaminae (= <i>Lathamus</i>) Polytelinae (<i>Polytelis</i> , <i>Apros-</i> <i>mictus</i> , <i>Alisterus</i> , <i>Prosopaea</i>) Platyercinae	Psittacinae (excl. <i>Lathamus</i>)	Psittacidae Platyercinae (excl. <i>Prosopaea</i>)
Psittacinae Psittaculini <i>Agapornis</i> , <i>Prioniturus</i> , <i>Geoffroyus</i> , <i>Psittacula</i> , <i>Tanygnathus</i> , <i>Eclectus</i> , <i>Aprosmictus</i> , <i>Alisterus</i> , <i>Polytelis</i>	Lorinae Psittaculini (incl. <i>Prosopaea</i> , <i>Loriculus</i>)	Psittacinae Lorilini (incl. <i>Prosopaea</i>)	Psittacidae Psittaculinae <i>Psittacula</i> , <i>Tany-</i> <i>gnathus</i> , <i>Prionit-</i> <i>urus</i> Psittacinae <i>Agapornis</i> , „ <i>Lo-</i> <i>rius</i> “ = <i>Eclectus</i> ; <i>Geoffroyus</i> (incl. <i>Psittichas</i> , <i>Psittacus</i> , <i>Poice-</i> <i>phalus</i>) (excl. <i>Polytelis</i> , <i>Aprosmictus</i> , <i>Ali-</i> <i>sterus</i>)	Psittacinae (incl. <i>Psittichas</i> , <i>Loriculus</i>)	Psittacidae Palaeornithinae (incl. <i>Prosopaea</i> , <i>Loriculus</i>)

Psittacinae Psittacini <i>Psittacus</i> , <i>Poicephalus</i>	Psittacinae	Psittacidae Psittacinae (incl. <i>Agapornis</i> , „ <i>Lorius</i> “ = <i>Eclectus</i> , <i>Geoffroyus</i> , <i>Psitt- trichas</i>)	Psittacinae	Psittacidae Psittacinae <i>Psittacus</i> (incl. „ <i>Dasypti- lus</i> “ = <i>Psitttrichas</i>) Pioninae <i>Poicephalus</i> (incl. südameri- kanische Stumpf- schwanzpapa- geien)
Psitttrichadinae <i>Psitttrichas</i>	Loriinae Psitttrichasini	Psittacidae Psittacinae (incl. <i>Agapornis</i> , „ <i>Lorius</i> “ = <i>Eclectus</i> , <i>Geoffroyus</i> , <i>Psitta- cus</i> , <i>Poicephalus</i>)	Psittacinae	Psittacidae Psittacinae (incl. <i>Psittacus</i>)
Loriculinae <i>Loriculus</i>	Loriinae Psittaculini (incl. <i>Agapornis</i> , etc.)	Trichoglossidae Loriculinae	Psittacinae	Psittacidae Palaeornithinae (incl. <i>Agapornis</i> , etc.)

6. ZUSAMMENFASSUNG

1. Von insgesamt 92 Spezies, davon 5 in 14 Subspecies, altweltlicher und australischer Papageien werden das Trinken, die Ernährungsweise und die Oberflächenmorphologie des Schnabels, der Zunge und der Mundhöhle, mit Berücksichtigung der Grobmorphologie der Speicheldrüsen und der Papillenbildungen des die Rhamphotheken unterlagernden Gewebes, vergleichend dargestellt.

2. Es können 4 gruppentypische Methoden der Wasseraufnahme unterschieden werden. Die Cacatuinae schöpfen das Wasser mit dem Unterschnabel. Die Loriinae pinseln Flüssigkeit mit der Zungenspitze auf. Die Psittacinae schöpfen Wasser mit der Zungenspitze, die zum Schlucken anschließend an den Gaumen gepreßt wird. Die Psittichadinae und Loriculinae pressen die Zunge an den Gaumen und trinken saugend-pumpend.

3. Die Granivorie in Verbindung mit dem typischen Samenschälmechanismus ist eine charakteristische Ernährungsweise aller untersuchten Papageien, mit Ausnahme von *Psittichas*.

4. Bestimmte Ernährungsspezialisierungen (auf Samen, Nüsse, Früchte oder Pollen) sind mehrfach unabhängig voneinander in verschiedenen Gruppen entwickelt worden.

5. Die morphologischen Strukturen werden im Hinblick auf funktionell-adaptive Aspekte und/oder auf ihren Wert als Kriterien für systematische Folgerungen diskutiert. Ebenfalls diskutiert werden die Zusammenhänge zwischen Morphologie des Schnabel-Zungen-Komplexes und Freß- und Trinkmethoden.

6. Zur Systematik der Psittaci ergeben sich neue Aspekte, insbesondere für die Gliederung der Ordnung und für die Zuordnung umstrittener Gattungen.

7. Innerhalb der nur aus einer Familie bestehenden Ordnung lassen sich scharf abgrenzbare Gruppen (Unterfamilien) unterscheiden (Cacatuinae, Loriinae, Psittacinae, Psittichadinae, Loriculinae). Die Psittacinae wiederum lassen sich in Tribus einteilen (Platycercini, Psittaculini, Psittacini).

8. *Nymphicus* ist aufgrund der Morphologie des Schnabel-Zungen-Komplexes und der Trinkmethode den Cacatuinae zuzuordnen.

9. *Lathamus* gehört in die Gruppe der Platycercini. Bestimmte Strukturen an Gaumen und Zunge sind in Anpassung an die Ernährung mit Pollen, aber konvergent zu jenen der Loriinae, entwickelt worden.

10. *Prosopeia* ist den Platycercini zuzuordnen, im Gegensatz zu *Alisterus*, *Aprosmictus* und *Polytelis*, die den Psittaculini angehören.

11. *Psittichas* weicht in der Morphologie des Schnabel-Zungen-Komplexes und in der Freß- und Trinkmethode von allen anderen Papageien grundlegend ab und ist deshalb in eine eigene Unterfamilie Psittichadinae zu stellen.

12. Die *Loriculus*-Arten weisen weder aufgrund der Morphologie noch aufgrund der Freß- und Trinkmethode Affinitäten zu den *Agapornis*-Arten auf. Sie werden vielmehr aufgrund von mehreren gruppencharakteristischen Merkmalen in eine eigene Unterfamilie Loriculinae gewiesen. *Agapornis* gehört zur Tribus Psittaculini der Psittacinae.

7. SUMMARY

1. This study is a comparative investigation of the feeding and drinking methods and the associated surface morphology of the bill, tongue, and mouth cavity, including the gross morphology of the salivary glands and the features (papillae-structure) of the tissue underlying the rhamphothecae. A total of 92 species, and a total of 14 subspecies of five of these species (101 taxa in all) of Old World, Australian and Pacific parrots were studied.

2. Four different drinking methods can be distinguished, each is typical for definite subgroups of parrots. The Cacatuinae scoop water with the lower bill. The Loriinae lap water with their brush-tipped tongue. The Psittacinae ladle water with the tip of the tongue which is then pressed against the palate and moves the water into position for swallowing. The Psittichadinae and Loriculinae keep their tongue pressed against the palate and drink with a suction-pump action.

3. The seed-husking mechanism is characteristic for all investigated parrots with the exception of *Psittichas*.

4. Other specialized feeding methods are specific for definite subgroups. Certain specializations for seeds, nuts, fruit or pollen have evolved independently in different subgroups.

5. Morphological structures are discussed with regard to their functional-adaptive significances and/or to their usefulness as criteria for systematic conclusions. The correlation between the morphology of the bill-tongue complex and the feeding and drinking methods are also discussed.

6. New ideas about the classification of the Psittaci are presented with emphasis on the arrangement of the higher taxa within the order and on the relationships of some problematic genera.

7. Within the monotypic order, the single family can be divided into several sharply delimited groups (subfamilies) which are the Cacatuinae, the Loriinae, the Psittacinae, the Psittichadinae and the Loriculinae. The Psittacinae can be divided into several tribes, namely the Platycercini, the Psittaculini and the Psittacini.

8. Based on the morphology of its bill-tongue complex and its method of drinking, *Nymphicus* belongs to the Cacatuinae.

9. *Lathamus* belongs to the Platycercini. Certain structures of its palate and tongue have been adapted to feeding on pollen, but in convergence to the Loriinae.

10. *Prosopeia* is placed with the Platycercini, in contrast to *Alisterus*, *Aprosmictus* and *Polytelis* which belong to the Psittaculini.

11. *Psittichas* differs sharply from all other Psittaci in the morphology of its bill-tongue complex and in its feeding and drinking behavior. For this reason, it has been placed in a monotypic subfamily.

12. The species of *Loriculus* differ from the species of *Agapornis* in their morphology and in their feeding and drinking methods. On the strength of several features that are characteristic for the group, *Loriculus* is placed in a distinct subfamily, the Loriculinae. *Agapornis* belongs to the tribe Psittaculini of the Psittacinae.

8. LITERATUR

- Ali, S., & S. D. Ripley (1969): Handbook of the birds of India and Pakistan. Vol. III. Oxford University, Bombay, London, New York.
- Amadon, D. (1942): Birds collected during the Whitney South Sea Expedition: notes on some non-passerine genera. *Am. Mus. Novit.* 1176: 1–21.
- Bannermann, D. A. (1953): The birds of West and Equatorial Africa. Vol. I. Oliver & Boyd, Edinburgh, London.
- Bédard, J. (1969): Adaptive radiation in Alcidae. *Ibis* 111: 189–198.
- Berlioz, J. (1941): Recherches ostéologiques sur le crâne des perroquets. *Oiseau Rev. fr. Orn.* 11: 17–36.
- Blanchard, E. (1860): Observations sur le système dentaire chez les oiseaux. *C. r. Acad. Sci., Paris, I; C. r.* 50: 540–542.
- Boetticher, H. von (1943): Gedanken über die systematische Stellung einiger Papageien. *Zool. Anz.* 143: 191–200.
- (1959): Papageien. *Neue Brehm Bücherei* Nr. 228, Wittenberg Lutherstadt.
- Bravery, J. A. (1970): The birds of Atherton Shire, Queensland. *Emu* 70: 49–63.
- Brereton, J. L. G. (1963): Evolution within the Psittaciformes. *Proc. XIII intern. ornithol. Congr.*: 499–517.
- & K. Immanuel (1962): Head-scratching in the Psittaciformes. *Ibis* 104: 169–174.
- Brockway, B. F. (1964): Ethological studies of the Budgerigar (*Melopsittacus undulatus*): non-reproductive behaviour. *Behaviour* 22: 193–222.
- Buckley, F. G. (1968): Behaviour of the Blue-crowned Hanging Parrot *Loriculus galgulus* with comparative notes on the Vernal Hanging Parrot *Loriculus vernalis*. *Ibis* 110: 145–164.
- Burton, P. J. K. (1974): Feeding and feeding apparatus in waders. *Brit. Mus. (Nat. Hist.)*, London.
- Cade, T. J., & L. J. Greenwald (1966): Drinking behaviour of mousebirds in the Namib Desert, southern Africa. *Auk* 83: 126–128.
- Cain, A. J. (1955): A revision of *Trichoglossus haematodus* and of the Australian platycercine parrots. *Ibis* 97: 432–479.
- Campbell, N. A., & D. A. Saunders (1976): Morphological variation in the White-tailed Black Cockatoo, *Calyptorhynchus baudinii*, in Western Australia: A multivariate analysis. *Austr. J. Zool.* 24: 589–595.
- Chapin, J. P. (1939): The birds of the Belgian Congo. Part II. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.* 75.
- Churchill, D. M., & P. Christensen (1970): Observations on pollen harvesting by brush-tongued lorikeets. *Austr. J. Zool.* 18: 427–437.
- Condon, H. T. (1941): The Australian Broadtailed Parrots (Subfamily Platycercinae). *Rec. S. Aust. Mus.* 7: 117–144.
- Courtney, J. (1974): Comments on the taxonomic position of the Cockatiel. *Emu* 74: 97–102.
- Dahl, F. (1899): Das Leben der Vögel auf den Bismarckinseln nach eigenen Beobachtungen vergleichend dargestellt. *Mitt. zool. Samml. Mus. Naturk. Berlin* 1, Heft 3: 109–222.
- Diamond, J. M. (1972): Avifauna of the Eastern Highlands of New Guinea. *Publ. Nutt. ornithol. Club* 12, Cambridge, Massachusetts.
- Dilger, W. C. (1960): The comparative ethology of the African parrot genus *Agapornis*. *Z. Tierpsychol.* 17: 649–683.
- D'Ombraín, E. A. (1933): Notes on the Great Palm Cockatoo. *Emu* 33: 114–121.
- Dubale, M. S., & U. M. Rawal (1965): A morphological study of the cranial muscles associated with the feeding habit of *Psittacula krameri* (Scopoli). *Pavo* 3: 1–13.
- Dyck, J. (1977): Feather ultrastructure of Pesquet's Parrot *Psittichas fulgidus*. *Ibis* 119: 364–366.

- Evans, H. E. (1969): Anatomy of the Budgerigar. In: Petrak, M. L. (ed.): Diseases of cage and aviary birds. Lea & Febiger, Philadelphia.
- Farner, D. S. (1960): Digestion and digestive system. In: Marshall, A. J. (ed.): Biology and comparative physiology of birds. Academic Press, New York.
- (1969): Some physiological attributes of small birds. In: Petrak, M. L. (ed.): Diseases of cage and aviary birds. Lea & Febiger, Philadelphia.
- Feder, F.-H. (1969): Beitrag zur makroskopischen und mikroskopischen Anatomie des Verdauungsapparates beim Wellensittich. Anat. Anz. 125: 233—255.
- Finsch, O. (1867): Die Papageien. E. J. Brill, Leiden.
- & G. Hartlaub (1867): Beitrag zur Fauna Centralpolynesiens. Ornithologie der Viti-, Samoa- und Tonga-Inseln. H. W. Schmidt, Halle.
- Forbes, W. A. (1879): On the systematic position of the genus *Lathamus* of Lesson. Proc. zool. Soc., London (1879): 166—174.
- Forshaw, J. M. (1969): The Australian Parrots. Landsdowne Press, Melbourne.
- (1972): Use of the foot by parrots when feeding. Avicult. Mag. 78: 74.
- (1973): Parrots of the world. Landsdowne Press, Melbourne.
- Friedmann, H., & M. Davis (1938): „Left-handedness“ in Parrots. Auk 55: 478—480.
- Gadow, H. (1891): Vögel. In: Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Bd. 6, Abt. 4. Leipzig.
- Gardner, L. L. (1925): The adaptive modifications and the taxonomic value of the tongue in birds. Proc. U. S. Nat. Mus. 67: 1—49.
- Garrod, A. H. (1872): Note on the tongue of the psittacine genus *Nestor*. Proc. zool. Soc., London (1872): 787—789.
- Giebel, C. (1858): Die Zunge der Vögel und ihr Gerüst. Z. Naturwiss. 11: 19—51.
- Glenny, F. H. (1957): A revised classification of the Psittaciformes based on the carotid artery arrangement patterns. Ann. Zool. Agra (India) 2: 47—56.
- Goodman, D. C., & H. J. Fisher (1962): Functional anatomy of the feeding apparatus in waterfowl (Aves: Anatidae). Southern Illinois Univ. Press, Carbondale.
- Goodwin, D. (1965): Remarks on drinking methods of some birds. Avicult. Mag. 71: 76—80.
- Greschik, E. (1917): Der Verdauungskanal der Rotbugamazone (*Androglossa aestiva* Lath.). Aquila 24: 152—174.
- Groebbels, F. (1932): Der Vogel. Bornträger, Berlin.
- Güntert, M., & V. Ziswiler (1972): Konvergenzen in der Struktur von Zunge und Verdauungstrakt nektarfressender Papageien. Rev. suisse Zool. 79: 1016—1026.
- Güntert, M., & D. G. Homberger (1973): Die Vögel des Kanha-Nationalparks am Ende der Monsun-Regenzeit. Vierteljahrsschr. Naturforsch. Ges. Zürich 118: 31—53.
- Hamley, T. (1977): Feeding behaviour of scaly-breasted lorikeets. Sunbird 8 (2): 37—40.
- Hampe, H. (1957): Die Unzertrennlichen. 3. Aufl. G. Héliène, Pfungstadt.
- Havestadt, J. (1930): Der Borstenkopf (*Dasyptilus pesqueti* Less.). Zool. Garten N. F., Leipzig 2: 30—32.
- Heidrich, K. (1908): Die Mund-Schlundkopfhöhlen der Vögel und ihre Drüsen. Gegenbaurs morph. Jahrb. 37: 10—69.
- Henry, G. M. (1955): A guide to the birds of Ceylon. Oxford University Press.
- Hindwood, K. A., & M. Sharland (1964): The Swift Parrot (*Lathamus discolor*). Emu 63: 310—326.
- Holyoak, D. T. (1972a): Adaptive significance of bill shape in the Palm Cockatoo (*Probosciger aterrimus*). Avicult. Mag. 78: 99—100.
- (1972b): The relation of *Nymphicus* to the Cacatuinae. Emu 72: 77—78.

- (1973): Comments on taxonomy and relationships in the parrot subfamilies Nestorinae, Loriinae and Platycercinae. *Emu* 73: 157—176.
- & D. M. Holyoak (1972): Notes on the behaviour of African parrots of the genus *Poicephalus*. *Avicult. Mag.* 78: 88—96.
- Homburger, D. G. (1972): Vergleichende Untersuchungen zum Freßverhalten der Papageien. Diplomarbeit Universität Zürich.
- & V. Ziswiler (1972): Funktionell-morphologische Untersuchungen am Schnabel von Papageien. *Rev. suisse Zool.* 79: 1038—1048.
- Howard, N. (1969): Breeding the Ceram Eclectus Parrot (*Lorius loratus loratus*). *Avicult. Mag.* 75: 2—3.
- Hide, Dr. (1912): Über angebliche Zahnanlagen bei Vögeln. *Arch. mikr. Anat.* 79: 247—275.
- Immelmann, K. (1972): Die australischen Plattschweifsittiche. Neue Brehm Bücherei Nr. 334, Wittenberg Lutherstadt.
- Iredale, T. (1956): Birds of New Guinea. Georgian House, Melbourne.
- Jager, S. de (1976a): Breeding the Pesquet Parrot *Psittichas fulgidus*. *Mag. Parrot Soc.* 10: 127—130.
- (1976b): Pesquet's Parrot *Psittichas fulgidus*: Some observations. *Avicult. Mag.* 82 (3): 160—163.
- Kolar, K. (1968): Die Ernährungsweise einiger Papageien. *Zool. Garten N. F., Leipzig* 35: 218—223.
- Krause, C. (1972): Film über australische Vögel.
- London, A. (1951): Australian parrots in captivity. *Avicult. Soc., London*.
- Löhrli, H. (1970): Der Tannenhäher (*Nucifraga caryocatactes*) beim Sammeln und Knacken von Nüßchen der Zirbelkiefer (*Pinus cembra*). *Anz. orn. Ges. Bayern* 9: 185—196.
- Low, R. (1976): The 1975 breeding season. *Avicult. Mag.* 82: 11—20.
- Lucas, A. M., & P. R. Stettenheim (1972): Avian anatomy. Integument. U.S. Dept. Agricult., Handbook 362, Washington D.C.
- Ludischer, F.-B. (1968): Über das Samenöffnen der Meisen. *Vogelwelt* 89: 112—116.
- Lüdicke, M. (1940): Aufbau und Abnutzung der Hornzähne und Hornwülste des Vogelschnabels. *Z. Morph. Ökol. Tiere* 37: 155—201.
- Marshall, W. (1889): Die Papageien. Freese, Leipzig.
- Matthews, G. M. (1927): Systema avium Australasianarum. British Ornithologists' Union.
- Mayr, E. (1945): Birds of the Southwest Pacific. Macmillan, New York.
- & D. Amadon (1951): A classification of recent birds. *Am. Mus. Novit.* 1496: 1—42.
- McCann, C. (1963): External features of the tongue of New Zealand Psittaciformes. *Notornis* 10: 326—345.
- McNeil, R., J. R. S. Rodriguez & D. M. B. Figueroa (1971): Handedness in the Brown-throated Parakeet *Aratinga pertinax* in relation with skeletal asymmetry. *Ibis* 113: 494—499.
- Menzel, R., & M. Lüdicke (1974): Funktionell-anatomische und autoradiographische Untersuchungen am Schnabelhorn von Papageien (Psittaci). *Zool. Jb. Anat.* 93: 175—218.
- Mivart, St. G. (1896): On the hyoid bones of *Nestor meridionalis* and *Nanodes discolor*. *Proc. zool. Soc., London* (1896): 236—240.
- Möller, W. (1931): Über die Schnabel- und Zungenmechanik blütenbesuchender Vögel. *Biol. gen.* 7: 99—154.
- (1932): Biologisch-anatomische Studien am Schädel von *Ara macao*. *Gegenbaurs morph. Jahrb.* 70: 305—342.
- Moreau, R. E. (1948): Aspects of evolution in the parrot genus *Agapornis*. *Ibis* 90: 206—239, 449—460.

- Mudge, G. P. (1903): On the morphology of the tongue of Parrots with a classification of the order, based upon the structure of the tongue. Trans. zool. Soc., London 16: 211–278.
- Nitzsch, Ch. L., & C. Giebel (1859): Anatomische Notizen über die Papageien von Chr. L. Nitzsch. Z. ges. Naturw. 13: 118–125.
- & — (1862): Zur Anatomie der Papageien. Z. ges. Naturw. 19: 133–152.
- O'Connor, N. (1972): Breeding the Moluccan Cockatoo (*Cacatua moluccensis*). Avicult. Mag. 78: 4–7.
- Peters, J. L. (1937): Check-list of birds of the world. Vol. III. Harvard University Press, Cambridge.
- Phipps, R. W. (1972): Breeding the blue-streaked lory (*Eos reticulata*). Avicult. Mag. 78: 194–197.
- Porsch, O. (1927): Kritische Quellenstudien über Blumenbesuch durch Vögel. Biol. gen. 3: 171–206.
- Poulsen, H. (1953): A study of incubation responses and some other behaviour patterns in birds. Vidensk. Medd. dansk naturh. Foren. 115: 2–131.
- Rand, A., & E. T. Gilliard (1965): Handbook of New Guinea birds. Weidenfeld & Nicolson, London.
- Reichenow, A. (1881): Conspectus psittacorum. Systematische Übersicht aller bekannten Papageienarten. J. Orn. 29: 1–49, 113–177, 225–289, 337–398.
- (1913): Die Vögel. Handbuch der systematischen Ornithologie. Euke, Stuttgart.
- Renzoni, A., & P. A. Watters (1972): Comparative observations on the pineal body of some Australian parrots. Aust. J. Zool. 20: 1–15.
- Salvadori, T. (1891): Catalogue of the Psittaci, or Parrots, in the collection of the British Museum. Catalogue of the birds in the British Museum, Vol. 20. Br. Mus. (Nat. Hist.), London.
- Saunders, D. A. (1974): Subspeciation in the White-tailed Black Cockatoo, *Calyptorhynchus baudinii*, in Western Australia. Aust. Wildl. Res. 1: 55–69.
- Schönholzer, L. (1959): Beobachtungen über das Trinkverhalten bei Zootieren. Zool. Garten N. F., Leipzig 24: 346–434.
- Schummer, A. (1973): Anatomie der Hausvögel. In: Nickel, R., A. Schummer & E. Seiferle (eds.): Lehrbuch der Anatomie der Haustiere. Bd. V. Parey, Berlin, Hamburg.
- Schwarze, E. (1966): Anatomie des Hausgeflügels. In: Kompendium der Veterinäranatomie. Bd. V. Fischer, Jena.
- Serventy, D. L., & H. M. Whittell (1967): Birds of Western Australia. Lamb, Perth.
- Skead, D. J. (1964): The overland flights and the feeding habits of the Cape parrot, *Poicephalus robustus* (Gmelin), in the Eastern Cape Province. Ostrich 35: 202–223.
- (1957): Drinking habits of birds in the Central Transvaal bushveld. Ostrich 46: 139–146.
- Smith, G. A. (1971a): Black-headed caiques (*Pionites melanocephala*). Avicult. Mag. 77: 202–218.
- (1971b): The use of the foot in feeding, with especial reference to parrots. Avicult. Mag. 77: 93–100.
- (1972): Nesting and nestling parrots. Avicult. Mag. 78: 155–165.
- (1975): Systematics of parrots. Ibis 117: 18–67.
- Spee, J. (1976): Einiges über die Haltung von Fledermauspapageien. Gef. Welt 100: 75–76.
- Steinbacher, G. (1951): Die Zungenborsten der Loris. Zool. Anz. 146: 57–65.
- Steiner, H. (1950): Die Mutation „Opal“ beim Wellensittich *Melopsittacus undulatus* (Shaw), ein mutmaßlicher Fall iterativer oder paralleler Entwicklung innerhalb des Formenkreises der Platycercidae = Plattschweifsittiche. Arch. Jul. Klaus-Stift. 25: 488–496.

- Steinmetz, H. (1935): Zur Haltung und Pflege des Borstenkopfes (*Psittirichas pesqueti* Less.). Zool. Garten N. F., Leipzig 7: 100—107.
- Stettenheim, P. (1974): The bristles of birds. Living Birds 12: 201—234.
- Stresemann, E. (1934): Aves. In: Handbuch der Zoologie. Bd. 7. De Gruyter, Berlin, Leipzig.
- & V. Stresemann (1966): Die Mauser der Vögel. J. Orn. 107 (Sonderheft): 1—445.
- Sturkie, P. D. (1965): Avian physiology. 2nd ed. Cornell University Press, Ithaca.
- Taylor, R. H. (1975): Some ideas on speciation in New Zealand parakeets. Notornis 22: 110—121.
- Thompson, D. A. W. (1899): On characteristic points in the cranial osteology of the parrots. Proc. zool. Soc., London (1899): 9—46.
- Timmis, W. H. (1974): Notes on the Pesquet's Parrot (*Psittirichas fulgidus*). Chester Zoo News, November 1974.
- Tinbergen, N. (1966): Instinktlehre. 4. Aufl. Parey, Berlin, Hamburg.
- Ulrich, S., V. Ziswiler & H. Bregulla (1972): Biologie und Ethologie des Schmalbindenloris, *Trichoglossus haematodus massena* Bonaparte. Zool. Garten N. F., Leipzig 42: 51—94.
- Verheyen, R. (1956): Analyse du potentiel morphologique et projet d'une nouvelle classification des Psittaciformes. Bull. Inst. R. Sci. nat. Belg. 32: 1—54.
- Wagler, J. (1832): Monographia Psittacorum. Abh. k.-bayer. Akad. Wiss. (math.-physikal. Classe), Bd. 1.
- Weinland, D. F. (1854): Über Pinselungen der Papageien. In: Erinnerungsschrift zum Gedächtnis an die VIII. Jahresversammlung der deutschen Gesellschaft, Cassel 1854. J. Orn. 2: 69—76.
- Wickler, W. (1961): Über die Stammesgeschichte und den taxonomischen Wert einiger Verhaltensweisen der Vögel. Z. Tierpsychol. 18: 320—342.
- Zeigler, H. P. (1975): Some observations on the development of feeding in captive Kea (*Nestor notabilis*). Notornis 22: 131—134.
- Ziswiler, V. (1965): Zur Kenntnis des Samenöffnens und der Struktur des hörnernen Gaumens bei körnerfressenden Oscines. J. Orn. 106: 1—48.
- & D. S. Farner (1972): Digestion and digestive system. In: Farner, D. S., & J. R. King (eds.): Avian biology. Vol. II. Academic Press, New York, London.

Anschrift der Verfasserin: Dr. Dominique G. Homberger, Zoology and Physiology, Louisiana State University, Baton Rouge, Louisiana 70803, U.S.A.



RL
3716
J
A TAXONOMICAL STUDY
OF THE GENUS *APISTOGRAMMA* REGAN,
WITH A REVISION
OF BRAZILIAN AND PERUVIAN SPECIES
(TELEOSTEI: PERCOIDEI: CICHLIDAE)

by

SVEN O. KULLANDER

BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN, Nr. 14
1980

Herausgeber:
ZOOLOGISCHES FORSCHUNGSMUSEUM
UND MUSEUM ALEXANDER KOENIG
BONN

BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN

Die Serie wird vom Zoologischen Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig herausgegeben und bringt Originalarbeiten, die für eine Unterbringung in den „Bonner Zoologischen Beiträgen“ zu lang sind und eine Veröffentlichung als Monographie rechtfertigen.

Anfragen bezüglich der Vorlage von Manuskripten und Bestellungen sind an die Schriftleitung zu richten.

This series of monographs, published by the Zoological Research Institute and Museum Alexander Koenig, has been established for original contributions too long for inclusion in „Bonner Zoologische Beiträge“.

Correspondence concerning manuscripts for publication and purchase orders should be addressed to the editor.

L'Institut de Recherches Zoologiques et Muséum Alexander Koenig a établi cette série de monographies pour pouvoir publier des travaux zoologiques trop longs pour être inclus dans les „Bonner Zoologische Beiträge“.

Toute correspondance concernant des manuscrits pour cette série ou des commandes doivent être adressées à l'éditeur.

BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN, Nr. 14, 1980

Preis 25,— DM

Schriftleitung/Editor:

Dr. H. Ulrich

Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig

Adenauerallee 150—164, 5300 Bonn, Germany

Druck: H. Lammerich, Bonn

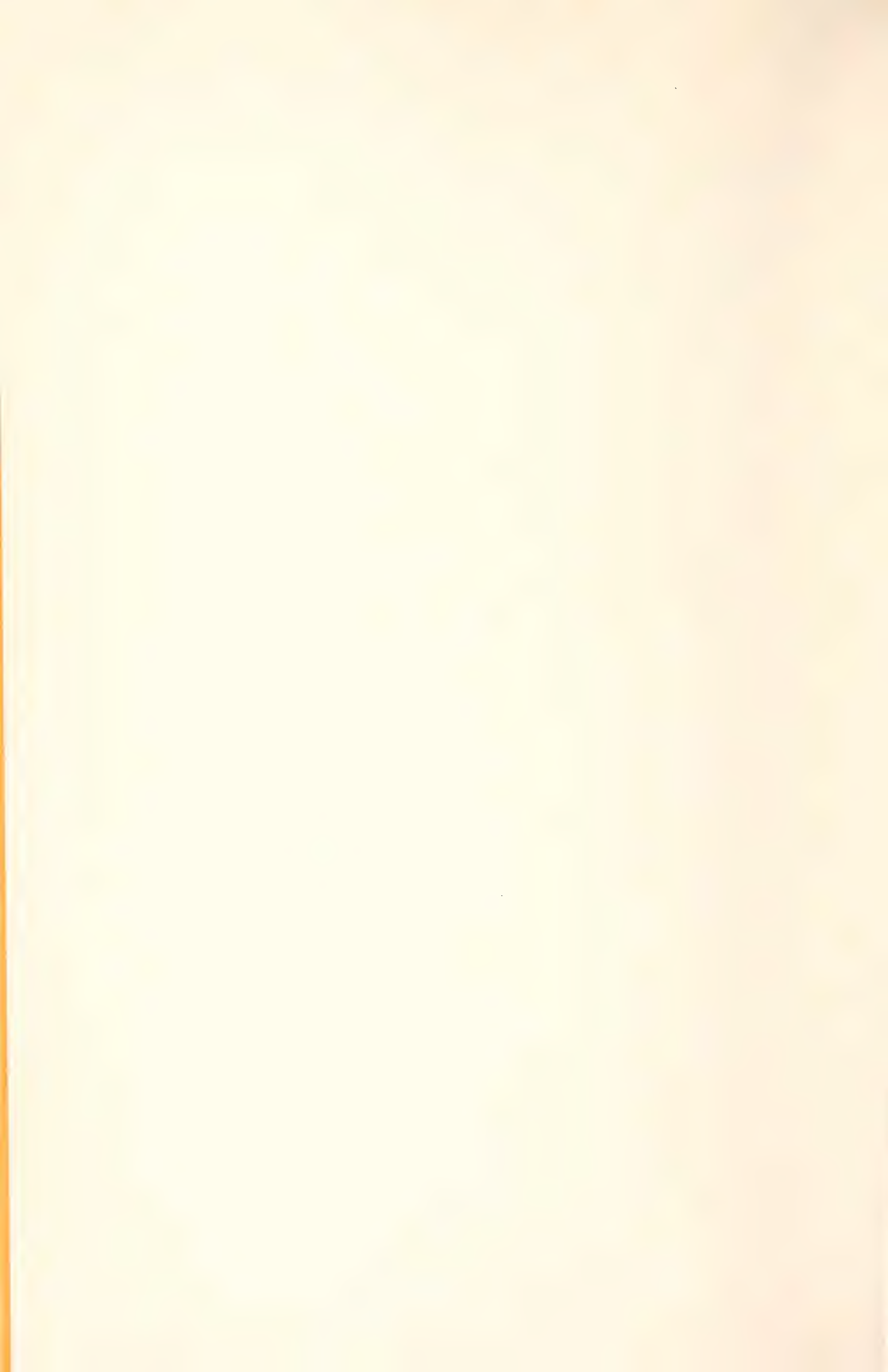
A TAXONOMICAL STUDY
OF THE GENUS *APISTOGRAMMA* REGAN,
WITH A REVISION
OF BRAZILIAN AND PERUVIAN SPECIES
(TELEOSTEI: PERCOIDEI: CICHLIDAE)

by

SVEN O. KULLANDER

BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN, Nr. 14
1980

Herausgeber:
ZOOLOGISCHES FORSCHUNGSMUSEUM
UND MUSEUM ALEXANDER KOENIG
BONN



CONTENTS

1. Introduction	5
2. Historical review	6
3. The genus <i>Apistogramma</i> Regan, 1913	21
4. Species descriptions	50
Methods	50
<i>Apistogramma moae</i>	61
<i>Apistogramma regani</i>	65
<i>Apistogramma geisleri</i>	72
<i>Apistogramma caetei</i>	76
<i>Apistogramma piauiensis</i>	79
<i>Apistogramma cactuoides</i>	83
<i>Apistogramma agassizii</i>	89
<i>Apistogramma bitaeniata</i>	97
<i>Apistogramma elizabethae</i>	103
<i>Apistogramma brevis</i>	107
<i>Apistogramma personata</i>	111
<i>Apistogramma gibbiceps</i>	115
<i>Apistogramma meinkeni</i>	118
<i>Apistogramma uaupesi</i>	122
<i>Apistogramma pertensis</i>	126
<i>Apistogramma gephyra</i>	131
<i>Apistogramma pulchra</i>	135
<i>Apistogramma roraimae</i>	138
Supplementary descriptions	142
5. Summary	145
6. Zusammenfassung	145
7. Bibliography	147

1. INTRODUCTION

The genus *Apistogramma* Regan, 1913, is a well-defined group of more than 40 species of small South American cichlid species. It has been known since 1906 as related to the genus *Geophagus* Heckel, 1840, but differing in smaller size, in having the lateral line running closer to the dorsal fin, slightly fewer dorsal fin rays, and narrower preorbital depth. The systematic work during the last 70 years has chiefly consisted in the descriptions of new species of which there has seemed to be an inexhaustible supply. New species are presented also in this contribution, but a large part of the paper is devoted to the summing-up of the history, taxonomy and geographical distribution of the genus, that I hope shall provide a basis for these additions, and also the long desired basis for further work with fishes of this group.

For loan of specimens I am much indebted to Dr. Jean-Pierre Gosse (IRSNB), Dr. Peter H. Greenwood and Mr. Gordon J. Howes (BMNH), Dr. Wolfgang Klausewitz (SMF), Prof. Horst Wilkens (ZIMH), Prof. K. Deckert (ZMB), Dr. Paul Kähsbauer (NHMW), Dr. Karl Heinz Lüling (ZFMK), Dr. Charles Roux (MNHN), Dr. Han Nijssen (ZMA), Dr. Bo Fernholm and Mr. Erik Åhlander (NRM), Dr. Ernst A. Lachner and Ms. Susan J. Karnella (USNM), Dr. William N. Eschmeyer (CAS) and Mrs. Carol Hutchings (AMNH), Dr. William L. Fink and Messrs. Robert Schoknecht and Karsten E. Hartel (MCZ), Dr. Loren P. Woods and Mr. Garrett S. Glodek (FMNH), Dr. James E. Böhlke and Mr. William G. Saul (ANSP), and Dr. Jørgen Nielsen (ZMK).

Useful advice and aid was generously offered by many people during the three years this study lasted. I am indebted to Messrs. Gordon J. Howes and Erik Åhlander for their kind help when I visited their institutions (BMNH 1975; NRM 1975-1976), to Drs. Wolfgang Wickler, Albert J. Klee, Tyson R. Roberts, Karl Heinz Lüling, and Mr. Thorbjörn Hongslo for information on fishes they collected and ecological data, to Prof. Horst Wilkens, Drs. Han Nijssen, William L. Fink, Hermann Meinken, and Mr. William G. Saul for unpublished information about specimens in their care or search for specimens, to Messrs. Gordon J. Howes, Frank Wolter, Hermann Meinken, and Dr. Bo Fernholm for help in literature search, to Mr. Donald C. Hicks for data on FMNH material, to Messrs. Urban Alehagen, Erik Åhlander and Dr. Jørgen Nielsen for radiographs, to Messrs. Hans Lundquist and Gunnar Berglund for photographing, to Dr. Hermann Meinken and Mr. Mark McMaster for suggestions and advice, and to Prof. Karl Müller for the German summary. Mr. Berglund prepared the photos from colour slides.

I am much obliged to Dr. Gunnar Bertmar for promoting my interest in a revisionary study of *Apistogramma* by placing facilities and working space at my disposal at the University of Umeå, Umeå (Department of Biology, Section of Ecological Zoology) (1974-1976), and to Prof. Alf G. Johnels who provided working space at the NRM (Spring 1977). A large part of the present paper is a revised version of a thesis submitted to the University of Umeå in 1976.

I am also very grateful to my parents, Mr. and Mrs. Sven J. Kullander, for the financial support.

2. HISTORICAL REVIEW

The 19th century

The first Caucasian to collect a specimen of *Apistogramma* was probably the British naturalist, Henry W. Bates, who found the type-specimen of *A. taeniata* in the rio Cupari, Brazil, in 1852. This species was technically described 10 years later by Albert C. L. G. Günther in the fourth volume of his catalogue of the fishes in the British Museum (1862: 312).

Günther erected a new genus, *Mesops*, for the new species and *Geophagus cupido* Heckel, 1840. Of *M. taeniatus* he had only the 42.7 mm long holotype, and of *G. cupido* obviously only Heckel's rather complicated description, so insufficient material may account for some of the currently recognized artificiality in the classification (*G. cupido* is the type-species of *Biotodoma* Eigenmann & Kennedy, 1903, regarded as closely related to *Geophagus* Heckel, but very distinct from *Apistogramma*). The new genus was intended for *Geophagus*-like fishes, i.e. with a lobe on the first gill-arch, but with the "eye in, or in advance of, the middle of the length of the head", as stated in Günther's key (p.265), and "preorbital not elevated", as indicated in the generic diagnosis (p. 311). In *Geophagus* [= *G. surinamensis* (Bloch, 1792)], and *Satanoperca* Günther, 1862 [= virtually, *Geophagus*] of Günther, the eye is situated behind the middle of the length of the head, and the preorbital is deep. No type-species was designated for *Mesops*.

During the Thayer Expedition (1865—1866) in Amazônia, J. Louis R. Agassiz noted "a great variety of small types [of Chromides = essentially, Cichlidae], no doubt hitherto overlooked by naturalists travelling in this region, simply under the impression that they must be the young of larger species" (Agassiz & Agassiz, 1969: 184). More than 600 specimens of *Apistogramma* taken by the expedition were labelled *Cotinhua* sp. by Agassiz, but this material was never reported (W. L. Fink, in litt. 1977), and rediscovered too late for inclusion in this study. Another large portion of the Thayer material was described by Steindachner (1875).

In a report upon two collections of fishes from the Marañon (= R. Amazonas), Edward D. Cope, noted the presence of several specimens of *Mesops taeniatus* in a collection made by John Hauxwell "near Pebas, Ecuador" (= Pebas, Departamento Loreto, Peru), but gave no description (Cope, 1870: 570).

In his subsequent study of Amazonian fishes, Cope (1872: 250) described briefly as new species *Geophagus amoenus* from "River Ambyiacu" (= R. Ampiyacú, Departamento Loreto, Peru; cf. Lüling in Meinken, 1969a). It is said to be allied to Günther's *M. taeniatus*, and has, since Steindachner (1875), been regarded as either a synonym of that species or as a closely related valid species. The type-specimen is now lost (W. G. Saul, in litt. 1977), and new material seems not to have been collected. The characters used by Günther to split *Geophagus* into *Geophagus*, *Mesops*, and *Satanoperca*, principally the eye position in the head length, are not discrete, and Cope could not see the "necessity" of the subdivision. Consequently he referred his *amoenus* to *Geophagus*, but the second of his

new "*Geophagus*" species, *G. badiipinnis* (p.251), is demonstrably a specimen of *Chaetobranchius flavescens* Heckel, and his criticism of Günther's classification is thus made on questionable grounds.

Franz Steindachner was the first to synonymize *G. amoenus* with *M. taeniatus* (1875). He described at length "*Geophagus (Mesops) taeniatus*" from "Obidos, Tefé, Tabatinga und aus dem Flusse Tapajos", collected by the Thayer Expedition. I have examined part of his material and find at least three species (two from Codajás, one from Tefé, Estado do Amazonas, Brazil), none of which is Günther's species.

Steindachner reclassified *Mesops* as a subgenus of *Geophagus* and included in it besides *taeniatus* also *G. cupido*, and the new species *G. (M.) Thayeri* [= *Acarichthys heckelii* (Müller & Troschel, 1848)], and *G. (M.) Agassizii*. The latter is an *Apistogramma* species, and was based on specimens from "...Curupira..., Cudajas..., Rio Puty..., Lago Maximo..., See Manacapuru..." (in the type-series are also specimens from Lago Saraca), all collected by the Thayer Expedition. The localities are situated along the mainstream of the R. Amazonas in Brazil, except for the R. Puty (= R. Potí, Estado do Piauí, Brazil). In the lengthy description is noted sexual dimorphism in the shape of the fins (dorsal, anal, ventral and caudal), in the body depth, and in the colouration, and a large male in lateral aspect, the dorsal aspect of a head, and a scale are figured.

Cope (1878: 697) recorded two specimens of *Geophagus taeniatus* from Pebas or Nauta (Departamento Loreto, Peru). At least one of them may be an *Apistogramma*, since it had "... a deep brown band along the middle of the abdomen . . ." (probably a midventral stripe).

In a list of the freshwater fishes of South America, Carl H. Eigenmann and Rosa Eigenmann (1891: 70) retained *Mesops* as a subgenus of *Geophagus*, including *thayeri*, *cupido*, *taeniatus* (syn.: *amoenus*), *agassizii*, and *badiipinnis*.

With William L. Bray, Eigenmann revised the American cichlids, and they also considered *Mesops* a subgenus of *Geophagus*. *G. cupido* was designated as type-species. (Eigenmann & Bray, 1894: 621.)

George A. Boulenger produced the sixth description of an *Apistogramma* species, identified as "*Mesops taeniatus*", from Colonia Risso in Paraguay, collected by Alfredo Borelli (1895a: 1). This series was later found to be a composite of *A. borellii*, *A. trifasciata*, and *A. commbrae* (Regan, 1906a). Borelli collected more "*Mesops taeniatus*" in the Corumbá area (Estado do Mato Grosso, Brazil), reported again by Boulenger (1900: 1). These are *A. borellii* and *A. commbrae* (Regan, 1906a).

1902—1913

At the turn of the century had been described three *Apistogramma* species, generally classified as *Geophagus (Mesops)*, together with species of the genera

Acarichthys, *Biotodoma*, and, in one case, *Chaetobranchius*. The known range of the genus (sensu stricto) included the mainstream R. Amazonas from the mouth to the Peruvian Amazonas, and the upper course of the R. Paraguay.

Already in 1903 a new species was added, viz. *Biotodoma trifasciatus*, described by Eigenmann and Clarence H. Kennedy on a specimen collected by J. Daniel Anisits in Paraguay. *Biotodoma* was proposed as a substitute name for *Mesops* which had been found preoccupied. Interestingly, Eigenmann and Kennedy indicated in their key (p. 533) that the cichlid genera with a gill-arch lobe are mouth-brooders, and the name *Biotodoma* was given "in allusion to their habit of carrying the young in the gills" (*biotos*, Greek, living; *domos*, Greek, a home). That seems to be a too far going assumption based on observations on a few true *Geophagus* species (cf. Agassiz & Agassiz, 1869: 282; Agassiz, 1865: 282). Cichocki (1977a) has shown that the type-species of *Biotodoma*, *B. cupido*, is a substrate brooder.

The year before Jacques Pellegrin had published a list of the cichlids collected by Jobert in Brazil in 1878 (Pellegrin, 1902a). Of the *Geophagus* (*Mesops*) *taeniatus* listed from Tefé, Tonnantins, and Tabatinga, only the three Tefé specimens were included in his monograph of the cichlids that appeared two years later (Pellegrin, 1904: 187). One specimen from Manaus, and another from French Guyana were added, however. Although Pellegrin had reexamined the holotype of *M. taeniatus*, his redescription of the species is not very useful since it includes data from Boulenger (1895a), and Steindachner (1875). *Geophagus amoenus* is regarded as a synonym. The other species considered are *agassizii* (including doubtfully syntypes of *Acara punctulata* Günther, 1863, later described as *Nannacara anomala* Regan, 1905), the description copied from Steindachner (1875), only a specimen from "Amazone" listed, and *trifasciatus*, the description copied from Eigenmann & Kennedy (1903).

Pellegrin's paper is important because he was the first to view the minute, lobe-bearing South American cichlids as a separate genus, including *agassizii*, *taeniatus* (incl. *amoenus*), and *trifasciatus*. However, he used the name *Biotodoma*, being of the opinion that *Geophagus cupido* was really a *Geophagus* species, and that Günther had meant the genus *Mesops* rather for *M. taeniatus*. The generic diagnosis was extended to include "Branchiospines rudimentaires ou absentes. Ecaïlles cténoïdes, grandes (22—24). 2 lignes latérales, la supérieure extrêmement rapprochée de la dorsale surtout en arrière ou plus ou moins rudimentaire." (p. 187). Pellegrin also considered the eye position, previously used to characterize the *Geophagus*-like genera, as of lesser importance than the low gill-raker number, and the lateral line position (p. 186). The statement "Se rapproche du genre africain *Nanochromis*" (p. 187), probably refers to similarity rather than expresses an opinion on relationships.

In a series of papers published 1905—1906, Charles Tate Regan presented a revision of the American cichlids of much greater precision than achieved by Pellegrin. Regan (1906a: 60) did not accept Pellegrin's opinion on the name of the genus containing *Mesops taeniatus*, but followed Pellegrin in considering it and its allies generically distinct from *Geophagus cupido*, and proposed the name

Heterogramma without designating a type-species. The genus was characterized as having fewer dorsal fin rays (5–7) than *Geophagus* (9–14), and the upper lateral line running closer to the dorsal fin (not more than one scale between for most of its course). The diagnosis is fairly like that of Pellegrin (1904). Regan described five *Heterogramma* spp., viz. *H. taeniatum*, *H. agassizii*, *H. trifasciatum*, and the new *H. commbrae* and *H. borellii*, but obviously he also considered *G. amoenus* a member of this genus. In *H. taeniatum* he included Steindachner's (1875), and Pellegrin's (1904) material, but the description is essentially of the holotype.

Two nomenclatural problems take their dates from Regan's paper. The first concerns the correct spelling of *commbrae*, emended to *commbae* in the index to the volume of the Annals and Magazine of Natural History in which *commbrae* was published (Regan, 1906c), but actually the result of a misinterpretation of Eigenmann's hand-written "*corumbae*", the name Eigenmann had intended for the species and communicated to Regan by letter. The other is the gender of the name *Heterogramma* (and *Apistogramma*), treated as neuter by Regan (see p. 22, this paper).

Regan's next paper (1906b) concerning reference to *Heterogramma*, dealt with the evolution of the genera of Neotropical cichlids and their distribution. He attempted to show the phylogeny in a dendrogram in which the position of *Heterogramma* may be interpreted as if it was considered evolved from *Acara* Heckel, 1840 [= *Aequidens* Eigenmann & Bray, 1894], along a line giving off branches leading to *Retroculus* Eigenmann & Bray, 1894, *Geophagus*, and *Biotocus* Eigenmann & Kennedy, 1903 (see Fig. 8, this paper).

Eigenmann, Waldo L. Mc Atee, and David P. Ward (1907) redescribed *trifasciata* as a member of Regan's genus, but ignorant of Regan on this point, Eigenmann and Ward described as a new species *H. corumbae*, which is obviously the same as was called *commbrae* and *commbae* by Regan. The two species are illustrated on photographs.

Rodolpho T. G. W. von Ihering's survey of Brazilian freshwater fishes (1907) may, as far as this family is concerned, be regarded as an abridged version of Regan's revisions (1905–1906), restricted to the Brazilian species.

Pellegrin (1908), in a popular review of the fishes of French Guyana, remarked that "*Biotodoma* ou *Heterogramma*" grow to 4 or 5 cm (p. 587), although actual presence in French Guyana was not indicated (but cf. Pellegrin, 1904).

In 1908 also appeared the fourth published figure of an *Apistogramma* species, this time of *steindachneri*, accompanying the protolog (Regan, 1908). This was the first record of *Apistogramma* in Guyana.

On a single specimen sent by the German aquarist Johann P. Arnold, labelled "La Plata", Regan (1909) described *Heterogramma pleurotaenia*. The holotype is the second reported specimen of this genus with four anal fin spines. The first was a *H. commbrae* reported by Regan (1906a), and as *Mesops taeniatum* by Boulenger (1895a).

Eigenmann (1910: 478) designated *Mesops taeniatus* as the type-species of *Heterogramma*, and listed the 7 species described up till then (*G. amoenus* as questionable synonym of *H. taeniatus*).

In a well-illustrated paper, John D. Haseman (1911c) recognized 9 taxa of *Heterogramma* in material collected by himself in the Paraguay and Amazonas basins during the one-man "Expedition of the Carnegie Museum to Central South America, 1907–1910". That collection, now in the Field Museum of Natural History, and the California Academy of Sciences, contains 108, mostly small and poor specimens of *Apistogramma*. Haseman's determinations leave something to desire on the point of accuracy, particularly as concerns his "*H. taeniatum*". 8 of the 9 taxa are figured on retouched photographs. *H. ritense*, *H. taeniatum pertense*, and *H. trifasciatum maciliense* are described as new species or subspecies. The name *H. ortmanni* is given to specimens from Manaus and the R. Guaporé, but it is evidently a nomen nudum (see p. 70, this paper).

Haseman continued his career with an extensive discussion on the South American ichthyofauna (1912). It contains a statement that "*Heterogramma taeniatum* can easily give rise to all of the species of this genus. In fact, I have reasons to doubt the reality of all of these species, because they may be nothing more than fluctuating variations, principally in color, or somatic changes which may or may not be inherited. At any rate, there is an almost complete intergradation of all of the species of the genus. Hence experimental work is needed before this genus can be properly classified."

Eigenmann (1912) described, and figured on retouched photographs *H. steindachneri*, and the new species *H. ortmanni*. His *steindachneri* in part had extensions of marginal caudal fin rays, and this is the first report on that type of caudal fin shape for this genus.

Regan eventually (1913) discovered that *Heterogramma* was preoccupied, and in his last paper in which the genus is treated, he proposed the new name *Apistogramma*, listed the known species, and described what he thought was *amoenus* on specimens from the R. Ucayali, Peru.

1914–1977

With the coining of the name *Apistogramma*, 12 taxa had been described that were referable to this genus. *Mesops taeniatus* had been designated type-species, although still only one specimen was known of this species. Pellegrin and Regan had given a good characterization of the genus, and the latter also discussed its relationships. The known range included Guyana, French Guyana, and the Amazonas and Paraguay basins.

In 1914, Henry W. Fowler described *A. ortmanni rupununi*, from the Rupununi district of Guyana. It was based on two females of *A. steindachneri*.

In his great work on the fishes of Brazil (curiously often overlooked by later authors), Alipio de Miranda Ribeiro (1915) repeated descriptions of the Brazilian species, except for the description of an *Heterogramma taeniatum* of unknown locality. In 1918 he described and figured (monochrome photographs) *H. rondoni*. It is an *A. borellii*-like species known still only from the not reexamined six syntypes from Cáceres, Brazil (upper R. Paraguai).

David S. Jordan (1919: 520) designated *H. borellii* as the "ortho-type" of *Heterogramma*.

Eigenmann's (1922a: 196; 1922b: 239) records of *A. taeniatum* from the upper R. Meta system in Colombia, actually concern a new species, *A. macmasteri* (Kullander, in prep. a). His *A. corumbae* from the same region (1922a: 196; 1922b: 240) are probably misidentified, but have not been available for checking. These were, however, the first *Apistogramma* recorded from Colombia.

Nathan E. Pearson (1925: 53) recorded *A. taeniatum* and *A. taeniatum pertense* collected in the Departamento Beni, Bolivia, by the Mulford Expedition (1920–1921). The determinations are probably not correct, but the material has not been reexamined.

In the 1930's Ernst Ahl produced descriptions of several new *Apistogramma* species, based on single individuals, chiefly received from aquarium fish importers: *A. parva* (1931; Estado do Pará, Brazil), *A. ornatipinnis* (1936b; = *A. steindachneri*), *A. weisei* (1936a; = *Taeniacara candidi* Myers, 1935), *A. aequipinnis* (1938; vermutlich Argentinien), and *A. reitzigi* (1939; = *A. borellii*). *A. weisei* and *A. ornatipinnis* were figured by Arnold & Ahl (1936: 470, 566).

The Matto Grosso Expedition of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia (1931) collected *A. commbrae* and *A. borellii* at Descalvados (R. Paraguai, Brazil), described and figured by Fowler (1932: 373–374).

In 1935 George S. Myers described, without figure, *Taeniacara candidi*, new genus and new species, from, possibly, the mouth of rio Negro, Brazil. In the habitus, sexual dimorphism, and small size, this species resembles *Apistogramma*, but it lacks the epibranchial lobe, and, curiously, a lateral line. Myers considered it close to *Nannacara*, another genus of minute Neotropical cichlids.

The double-banded *A. bitaeniata* was described from aquarium material (imports) by Pellegrin (1936) as a variety (subspecies) of *A. pertensis*. The type-locality, R. Madeira, Brazil, is probably wrong (p. 102, this paper).

Repeating in a rather striking manner the mistake Cope (1872) made with *G. ba-diipinnis*, his successor at the Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Fowler (1940a), described and figured an *Acaronia* species as *Apistogramma ambloplitoides* (p. 142, this paper).

Fowler (1943: 265) reported a specimen of *A. corumbae* from Villavicencio (Departamento Meta, Colombia), but it is probably the case with it as with Eigenmann's (1922a, b).

The first Venezuelan species to be reported was discovered in 1947 by aquarium fish collectors, and described by Myers and Robert R. Harry (1948) as *A. ramirezi*. This species was later placed in a new genus, *Papiliochromis* (Kullander, 1977).

J. J. Hoedeman (1951) described and figured *A. cacatuoides*, stating his material to come from Surinam, but it is probably a Peruvian Amazonas species (p. 87, this paper). The occurrence of *Apistogramma* in Surinam was reliably reported first by M. Boeseman (1952, 1956) who recorded *A. steindachneri*.

Fowler (1954) in his magnificent reference collection of Brazilian freshwater fishes, overlooked *A. parva* (and *A. weisei* and *Taeniacara candidi* as well), and his bibliographies are somewhat too uncritically compiled to be of any greater use. However, he erected a new genus for *A. trifasciata*, viz. the monotypic *Pintoichthys*, distinguished by a serrate preoperculum (pp. 316, 386). The type-species was, however, still listed as an *Apistogramma* species (p. 278), and *Pintoichthys* is probably not maintainable (p. 33, this paper). Other papers by Fowler including references to *Apistogramma*, are his lists of Bolivian (1940b), Colombian (1942), and Peruvian (1944a) fishes.

Wolfgang Wickler (1956) studied the attachment apparatus of cichlid eggs and found it of taxonomical use as shown in his discussion of the systematic position of *A. ramirezi* (1960). In the latter paper the typical *Apistogramma* eggs are described as being of "p-Typ", i.e. the attaching spot is limited to one pole, and the adhesive threads are wound together in a corkscrew fashion and embedded in a jelly-like substance.

The reproductive behaviour of *A. reitzigi* [= *A. borellii* ?] was studied by Eva Butz and Peter Kuenzer (1957), who found that, although it was generally assumed for Dwarf Cichlids that the female alone takes care of the brood, their *A. reitzigi* male was fully capable of performing female brood-care activities, but no pair-bond could be demonstrated. Kuenzer (1962a, b) studied the parent-brood communications in "*A. reitzigi*", and "*A. borellii*" [= *A. cacatuoides*].

The German aquarist and amateur fish taxonomist Hermann Meinken published more than 60 pp. on *Apistogramma* between 1960 and 1971. He introduced the arrangement of the lateral line pores on the head as a taxonomic character and also (1962) attempted to distinguish groups of species within the genus. Most of his papers contain a discussion of the geographical distribution of the genus. Unfortunately, several of his new species are based on material in very poor condition, rotten or malformed, with obscure or no locality data; his scheme for groups of species is based on characters of dubious relevance (eye diameter

relative snout length; fin shape of males); in the discussions are frequently given new data without mention from where it is; and he was not always careful in the examination of critical characters such as the lateralis pores.

In his 1962 survey of the genus Meinken recognized 25 taxa, overlooking *A. bitaeniata*. Of these he had himself described *A. wickleri* [= *A. steindachneri*], and *A. trifasciatum haraldschultzi* [= *A. trifasciata*] in 1960 (a, b), *A. sweglesi* in 1961 (a), and *A. klausewitzii* [= *A. bitaeniata*] in 1962. He had then also described *A. cacatuoides* as *A. borellii* in 1961(b). In 1964 appeared the description of *A. kleei* [= *A. bitaeniata*], in 1965(b) the description of the first true *Apistogramma* species to be recorded from Venezuela, viz *A. hoignei*. *A. gibbiceps* (1969) was the first, and still only, species described in this genus having an occipital protuberance, not uncommon in other genera of cichlids, but the type-series included also *A. agassizii* and a not described species without that characteristic. The last paper on the fishes of the genus (1971) presented the description of *A. geisleri* from Óbidos, and *A. borellii* [= *A. regani*] from near Manaus. Besides these papers, Meinken wrote several shorter, and mentioned the genus in papers on other fishes. He is also the author of the *Apistogramma* descriptions in Holly et al.

Apistogrammoides pucallpaensis Meinken (1965a) was described as *Apistogramma*-like, but without epibranchial lobe and with 8 anal fin spines. Re-examination of the poor material in the type-series shows that there is indeed a lobe, and the anal spine number is 7 in three specimens and 8 only in one. Nevertheless, the genus appears to be valid. The type-material was collected by Albert J. Klee, who described their natural habitat and that of *A. borellii* [= *A. cacatuoides*] near Pucallpa, Peru (Klee, 1965).

John E. Burchard Jr. (1965) presented a rather detailed study of family behaviour in *A. trifasciata*. He concluded that the sexual dimorphism in species of this genus arose chiefly from intraspecific selection for territory size in males, and labelled the pair-bond structure polygamous. Wickler (1966) classified a number of *Apistogramma* species as polygamous (= polygynous), dimorphic, and concealment brooders (Versteckbrüter).

Georges Marlier collected *A. agassizii*, *A. gephyra*, *A. pertensis*, and *A. regani* when studying lakes in the Amazonas basin in 1963 and 1964. Ecological data for his localities were given in his papers of 1965 and 1967.

Michael M. Ovchynnyk (1967: 42; 1968: 263) studied the fish fauna of Ecuador, and recorded *A. amoenus* [= ?] from headwaters of the R. Amazonas.

Rosemary H. Lowe-McConnell studied the ecology of fishes in Guyana and treated the cichlids at length without more than mentioning the existence of *Apistogramma* spp. (1969).

Karl Heinz Lüling collected *A. luelingi* in the Todos Santos area in Bolivia, and reported on the habitats in which it was found (1969a, b; 1973b), although he used the name *A. borelli*.

In a stomach content analysis of a large series of Amazonian fishes, Hans-Armin Knöppel (1970) noted in *A. agassizii* an appetite for Hydracarina.

During the 1970's Pierre Vandewalle (1973) published a paper on caudal osteology in cichlids with reference to *A. agassizii* and *A. ortmanni* [= *A. sp. nov.* from French Guyana], Kullander (1976) described *A. luelingi* from the Mamoré drainage in Bolivia, the first known *Apistogramma* species with normally 4 anal fin spines, and Kullander (1977), describing a new genus, *Papiliochromis*, for *A. ramirezi*, gave some new diagnostic characters for *Apistogramma* (more anterior dorsal fin origin; cycloid predorsal and preventral scales; gill-rakers on the lower pharyngeal tooth-plate).

By 1977 thus had been described 31 species and subspecies of *Apistogramma*, but the number of valid species was only 20. The known range of the genus included the Amazonas basin from Santarem to Pucallpa, R. Capim, the Bolivian Amazonas, R. Portuguesa in Venezuela, R. Meta headwaters in Colombia, Ecuadorian Amazonas headwaters, Guyana, French Guyana, Surinam, and the R. Paraguay in Paraguay and Brazil. The genus was known to consist of small species, often, if not always, sexually dimorphic, and with a specialised reproductive behaviour including polygyny and concealment of the egg-spot. Little was known about the ecology, although a few habitats had been described. Systematically, the genus was known as close to *Geophagus*, but very little else.

Table 1. Records or descriptions of *Apistogramma* specimens in chronological order, with redeterminations. Unless otherwise stated the material has been reexamined. Protologs are marked with an asterisk (*).

Original determination	Author	Locality	Redetermination
<i>Mesops taeniatus</i>	* Günther, 1862: 312	River Cupai	<i>Apistogramma taeniata</i>
<i>Mesops taeniatus</i>	Cope, 1870: 570	Pebas, Ecuador	Not reexamined
<i>Geophagus amoenus</i>	* Cope 1872: 250	Ambyiacu River	Lost
<i>Geophagus (Mesops) Agassizii</i>	* Steindachner, 1875: 111	Curupira; Cudajas; Rio Puty; Lago Maximo; See Manacapuru	<i>Apistogramma agassizii</i> ; <i>A. sp.</i> Part examined
<i>Geophagus (Mesops) taeniatus</i>	Steindachner, 1875: 115	Obidos; Tefé; Tabatinga; Tapajos	<i>Apistogramma</i> spp. Part examined
<i>Geophagus taeniatus</i>	Cope, 1878: 697	Pebas or Nauta	Not reexamined
<i>Mesops taeniatus</i>	Boulenger, 1895a: 1	Colonia Risso	<i>Apistogramma borellii</i> ; <i>A. commbrae</i> ; <i>A. trifasciata</i>
<i>Mesops taeniatus</i> *	Boulenger, 1900: 1	Carandasinho; Urucum	<i>A. borellii</i> ; <i>A. commbrae</i>
<i>Geophagus (Mesops) taeniatus</i>	Pellegrin, 1902a: 183	Tefé; Tonnantins; Tabatinga	Not reexamined
<i>Biotodoma trifasciatus</i>	* Eigenmann & Kennedy, 1903: 536	Arroyo Chagalalina	<i>Apistogramma trifasciata</i>
<i>Biotodoma taeniatum</i>	Pellegrin, 1904: 187	Guyane française; Manaos; Tefé	Not reexamined
<i>Biotodoma Agassizi</i>	Pellegrin, 1904: 187	Amazona	Not reexamined (? syntype)
<i>Heterogramma Borellii</i>	* Regan, 1906a: 63	Carandasinho, Matto Grosso; Colonia Risso	<i>Apistogramma borellii</i>

Original determination	Author	Locality	Redetermination
<i>Heterogramma commbrae</i>	* Regan, 1906a: 64	Carandasinho, Matto Grosso; Colonia Risso	<i>Apistogramma commbrae</i>
<i>Heterogramma trifasciatum</i>	Regan, 1906a: 65	Colonia Risso	<i>Apistogramma trifasciata</i>
<i>Heterogramma trifasciatum</i>	Eigenmann et al., 1907: 145	Corumba	Not reexamined
<i>Heterogramma corumbae</i>	* Eigenmann et al., 1907: 146	Corumba; Puerto Max	Part of Corumbá material reexamined: <i>Apistogramma commbrae</i>
<i>Heterogramma borelli</i>	Eigenmann et al., 1907: 146	Corumba	Not reexamined
<i>Heterogramma steindachneri</i>	* Regan, 1908: 370	Georgetown, Demerara	<i>Apistogramma steindachneri</i>
<i>Heterogramma pleurotaenia</i>	* Regan, 1909: 270	La Plata	<i>Apistogramma pleurotaenia</i>
<i>Heterogramma</i> spp.	Haseman, 1911: vide Tab. 2		
<i>Heterogramma ortmanni</i>	* Eigenmann, 1912: 506	Erukini, etc.	<i>Apistogramma ortmanni</i> , Part reexamined
<i>Heterogramma steindachneri</i>	Eigenmann, 1912: 508	Guyana localities	<i>Apistogramma steindachneri</i> Part reexamined
<i>Apistogramma amoenus</i>	Regan, 1913: 283	R. Ucayali	<i>Apistogramma</i> sp.
<i>Apistogramma ortmanni rupununi</i>	* Fowler, 1914: 277	Guyana, 2-3°N, 50°20'W	<i>Apistogramma steindachneri</i> Holotype reexamined
<i>Heterogramma taeniatum</i>	A. de Miranda Ribeiro, 1915: 45	---	Not reexamined
<i>Heterogramma rondoni</i>	* A. de Miranda Ribeiro, 1918: 16	Caceres, na Calcara (Campina)	Not reexamined

Original determination	Author	Locality	Redetermination
<i>Heterogramma taeniatum</i>	A. de Miranda Ribeiro, 1918: 17	Manáos	Not reexamined
<i>Apistogramma taeniatum</i>	Eigenmann, 1922a: 196; 1922b: 239	Rio Negro, Villavicencio	<i>Apistogramma macmasteri</i>
<i>Apistogramma corumbae</i>	Eigenmann, 1922a: 196; 1922b: 240	Barrigón	Not reexamined
<i>Apistogramma taeniatum</i>	Pearson, 1925: 53	Reyes; Lago Rogoagua; Ivon	Not reexamined
<i>Apistogramma taeniatum pertense</i>	Pearson, 1925: 53	Lago Rogoagua	Not reexamined
<i>Apistogramma parva</i>	* Ahl, 1931: 210	Rio Capim	<i>Apistogramma parva</i>
<i>Heterogramma corumbae</i>	Fowler, 1932: 373	Descalvados	<i>Apistogramma combrae</i>
<i>Heterogramma borellii</i>	Fowler, 1932: 373	Descalvados	<i>Apistogramma borellii</i>
<i>Heterogramma ortmanni</i>	di Caporiacco, 1935: 70	Demetara	Not reexamined
<i>Apistogramma pertense</i> var. <i>bitaeniat</i>	* Pellegrin, 1936: 56	Rio Madeira, Brésil	<i>Apistogramma bitaeniat</i>
<i>Apistogramma weisei</i>	* Ahl, 1936a: 268	Santarem	Not reexamined
<i>Apistogramma ornatipinnis</i>	* Ahl, 1936b: 141	Britisch-Guiana	<i>Apistogramma steindachneri</i>
<i>Apistogramma aequipinnis</i>	* Ahl, 1938: 246	vermutlich Argentinien	<i>Apistogramma aequipinnis</i>
<i>Apistogramma reitzigi</i>	* Ahl, 1939: 81	wahrscheinlich Brasilien, Amazonasstromgebiet	<i>Apistogramma borellii</i>
<i>Apistogramma amblyptoides</i>	* Fowler, 1940a: 281	Contamana, Peru	<i>Acaronia nassa</i>

Original determination	Author	Locality	Redetermination
<i>Apistogramma corumbae</i>	Fowler, 1943: 265	Villavicencio; five miles from Villavicencio	Not reexamined
<i>Apistogramma ramirezi</i>	* Myers & Harry, 1948: 1	Venezuela	<i>Papiliochromis ramirezi</i>
<i>Apistogramma cactuoides</i>	* Hoedeman, 1951: 1	near Paramaribo, Dutch Guiana	<i>Apistogramma cactuoides</i>
<i>Apistogramma steindachneri</i>	Boeseman, 1952: 198	Lucie River; Upper Corantyne River?	Not reexamined
<i>Apistogramma steindachneri</i>	Boeseman, 1956: 196	Surinam	Not reexamined
<i>Apistogramma wickleri</i>	* Meinken, 1960a: 655	---	<i>Apistogramma steindachneri</i>
<i>Apistogramma trifasciatum haraldi schulzi</i>	* Meinken, 1960b: 291	Oberer Guaporé	<i>Apistogramma trifasciata</i> (incl. holotype); <i>A. sp.</i>
<i>Apistogramma sweglesi</i>	* Meinken, 1961a: 136	Letitia in Peru	Not reexamined
<i>Apistogramma taeniatum longirostris</i>	* Meinken, 1961a: 138	Letitia in Peru	Not reexamined
<i>Apistogramma borellii</i>	Meinken, 1961b: 166	---	Not reexamined
<i>Apistogramma klausewitzi</i>	* Meinken, 1962: 138	Brasilien, Oberer Solimões, Igarapé Preto	<i>Apistogramma bitaeniata</i>
<i>Apistogramma kleei</i>	* Meinken, 1964: 293	---	<i>Apistogramma bitaeniata</i>
<i>Apistogramma hoignei</i>	* Meinken, 1965b: 257	Canaguan swamps, R. Portuguesa, Venezuela	<i>Apistogramma hoignei</i>
<i>Apistogramma borelli</i>	Klee, 1965: 424	between the Pachitea River and Tournavista	<i>Apistogramma cactuoides</i> ; <i>Crenicara punctulata</i> ; <i>Geophagus jurupari</i>
<i>Apistogramma amoenus</i>	Ovchynnyk, 1967: 42	Rio Lagortacocha, ..., Prov. Napo-Pastaza	Not reexamined

Original determination	Author	Locality	Redetermination
<i>Apistogramma amoenus</i>	Ovchynnyk, 1968: 263	Rio Pana Yacu,..., Prov. Napo-Pastaza	Not reexamined
<i>Apistogramma taeniatum</i>	Marlier, 1967: 103	Lago Redondo	<i>Apistogramma regani</i>
<i>Apistogramma gibbiceps</i>	* Meinken, 1969: 91	Rio Negro-Gebiet	<i>Apistogramma gibbiceps</i> (incl. holotype); <i>A. agassizii</i> ; <i>A. sp.</i>
<i>Apistogramma ortmanni rupununi</i>	Lowe-McConnell, 1969: 299	Rupununi district	<i>Apistogramma steindachneri</i> Part examined
<i>Apistogramma borelli</i>	Lüling, 1969b: 72	"Hoffmann Lagune" (Todos Santos)	<i>Apistogramma luelingi</i>
<i>Apistogramma amoenum</i>	Lüling, 1969b: 76	Rio Chipiriri	Not reexamined
<i>Apistogramma agassizii</i>	Knöppel, 1970: 309	Lago Calado	Not reexamined
<i>Apistogramma geisleri</i>	* Meinken, 1971: 35	Rio Curucamba bei Obidos	<i>Apistogramma geisleri</i>
<i>Apistogramma borellii</i>	Meinken, 1971: 38	Igarape, S. Jorge, bei Manaos	<i>Apistogramma regani</i>
<i>Apistogramma agassizi</i>	Vandewalle, 1973: 280	---	<i>Apistogramma agassizii</i>
<i>Apistogramma ortmanni</i>	Vandewalle, 1973: 280	---	<i>Apistogramma sp. nov.</i> (Oyapock)
<i>Apistogramma luelingi</i>	* Kullander, 1976: 259	Todos Santos area, Bolivia	<i>Apistogramma luelingi</i>

Table 2. The *Apistogramma* specimens collected and reported by Haseman (1911c), with his determinations, CM and present registration numbers, localities, and my redeterminations.

Haseman's determination	CM No.	Present reg. No.	Locality	Redetermination
<i>H. agassizi</i>	2729	FMNH 54161	Manaus	<i>A. agassizii</i>
<i>H. agassizi</i>	2730a—b	FMNH 54162	Santarem	<i>A. agassizii</i>
<i>H. agassizi</i>	2731a—c	FMNH 54163	San Joaquín	<i>A. sp. (new)</i>
<i>H. taeniatum</i>	2732a—c	FMNH 54164	Bragança	<i>A. caetei</i>
<i>H. taeniatum</i>	2733a—c	FMNH 54165pt ?	São Antônio de Guaporé	<i>A. sp. (new)</i>
<i>H. taeniatum</i>	2734a—d	FMNH 54165pt ?	São Antônio de Guaporé	<i>A. sp. (new)</i>
<i>H. taeniatum</i>	2735	FMNH 54166	Santarem	<i>A. sp. (new)</i>
<i>H. taeniatum</i>	2736	FMNH 54167	Santarem	<i>A. sp. (new)</i>
<i>H. taeniatum</i>	2737	FMNH 54168	Cáceres	<i>A. sp. (new)</i>
<i>H. taeniatum</i>	2738a—e	FMNH 54165pt ?	São Antônio de Guaporé	<i>A. sp. (new)</i>
<i>H. taeniatum</i>	2739	FMNH 54169	Manaus	<i>A. pertensis</i>
<i>H. taeniatum</i>	2740a—b	FMNH 54170	Posada	<i>A. sp. (new)</i>
<i>H. t. pertense</i>	2741	FMNH 54171	Manaus	Holotype; not reexamined
<i>H. t. pertense</i>	2742	Unknown	Santarem	Not reexamined
<i>H. corumbae</i>	2752	FMNH 54178pt	Cáceres	<i>A. sp. (new)</i>
<i>H. corumbae</i>	2753	FMNH 54179	Corumbá	? <i>A. commbrae</i>
<i>H. corumbae</i>	2754	FMNH 54180	Villa Hayes	<i>A. commbrae</i>
<i>H. corumbae</i>	2755	FMNH 54178pt	Cáceres	<i>A. sp. (new)</i>
<i>H. ortmanni</i>	2757a—k	pt: CAS 14774	Bastos	Not reexamined
<i>H. ortmanni</i>	2756	Unknown	Manaus	Not reexamined
<i>H. trifasciatum</i>	2743	FMNH 54172pt	Cáceres	<i>A. trifasciata</i>
<i>H. trifasciatum</i>	2744a—b	FMNH 54173	Villa Hayes	<i>A. trifasciata</i>
<i>H. trifasciatum</i>	2745a—e	FMNH 54172pt	Cáceres	<i>A. trifasciata</i>
<i>H. trifasciatum</i>	2746a—b	FMNH 54174pt	Campos Alegre	<i>A. trifasciata</i>
<i>H. trifasciatum</i>	2748a—j	pt: FMNH 54175	Bastos	<i>A. trifasciata</i>
<i>H. trifasciatum</i>	2750a—i	FMNH 54176	São Antônio de Guaporé	<i>A. trifasciata</i>
<i>H. trifasciatum</i>	2758a—b	FMNH 54174pt	Campos Alegre	<i>A. trifasciata</i>
<i>H. trifasciatum</i>	2759	FMNH 54183	Cáceres	<i>A. trifasciata</i>
<i>H. t. maciliense</i>	2751a—d	pt: CAS 33722	São Antônio de Guaporé	Holotype
<i>H. borellii</i>	2760a—c	FMNH 54184	Villa Hayes	<i>A. borellii</i>
<i>H. borellii</i>	2761	FMNH 54185pt	Corumbá	<i>A. borellii</i>
<i>H. borellii</i>	2762	FMNH 54185pt	Corumbá	<i>A. borellii</i>
<i>H. borellii</i>	2763a—e	Unknown	Puerto Suarez	Not reexamined
<i>H. borellii</i>	2764a—h	FMNH 54186	Puerto Suarez	<i>A. borellii</i>
<i>H. ritense</i>	2765a—d	pt: FMNH 54187	Santa Rita	Not reexamined

3. THE GENUS *APISTOGRAMMA* REGAN, 1913

Type-species

Mesops taeniatus Günther, 1862, by subsequent designation (Eigenmann, 1910: 478).

Bibliography

- Mesops* (pt) Günther, 1862: 311 (protolog, diagnosis; spp.: *Geophagus cupido* Heckel, *M. taeniatus* Günther; no type-species), 265 (in key to cichlid genera).
- Geophagus* (pt) Cope, 1872: 251 (*Mesops* Günther included in *Geophagus* Heckel).
- Geophagus* (*Mesops*) (pt) Steindachner, 1875: 107 (*Mesops* Günther regarded as subgenus of *Geophagus* Heckel; spp.: *G. cupido* Heckel, *G. (M.) thayeri* Steindachner, *G. (M.) agassizii* Steindachner, *M. taeniatus* Günther).
- Geophagus* (*Mesops*) (pt) Eigenmann & Eigenmann, 1891: 70 (in list of taxa of South American freshwater fishes; name; spp.: as of Steindachner, 1875, and *G. badiipinnis* Cope).
- Geophagus* (*Mesops*) (pt) Eigenmann & Bray, 1894: 621 (bibliography; discussion of generic characters; *Geophagus cupido* Heckel designated as type-species).
- Biotodoma* (pt) Eigenmann & Kennedy, 1903: 533 (in key to American cichlid genera; nom. nov. subst. *Mesops* Günther, preocc.).
- Biotodoma*, Pellegrin, 1904: 186 (bibliography; diagnosis; indicated *Mesops taeniatus* Günther type-species of *Mesops* Günther = *Biotodoma* Eigenmann & Kennedy; spp.: *M. taeniatus*, *G. (M.) agassizii* Steindachner, *B. trifasciatus* Eigenmann & Kennedy).
- Heterogramma* Regan, 1906a: 60 (protolog; bibliography; diagnosis; key to spp.: *Mesops taeniatus* Günther [indicated as type-species], *Geophagus (Mesops) agassizii* Steindachner, *H. borellii* Regan, *H. commbrae* Eigenmann, *Biotodoma trifasciatus* Eigenmann & Kennedy).
- Heterogramma* von Ihering, 1907: 321 (bibliography; diagnosis; based on Regan, 1906a).
- Heterogramma* Eigenmann, 1910: 478 (in list of tropical and temperate South American freshwater fishes; name, distr.; *Mesops taeniatus* Günther designated as type-species; 7 spp.).
- Heterogramma* Eigenmann, 1912: 506 (bibliography; diagnosis).
- Apistogramma* Regan, 1913: 282 (nom. nov. subst. *Heterogramma* Regan, preocc.; 10 spp.).
- Heterogramma* Jordan, 1919: 520 (in list of fish genera; *H. borellii* Regan designated as type-species).
- Apistogramma* Eigenmann & Allen, 1942: 400 (bibliography; distr.; diagnosis).
- Apistogramma* (pt) Fowler, 1954: 273 (bibliography).
- Pintoichthys* Fowler, 1954: 316, 386 (protolog; diagnosis; type-species by original designation *Biotodoma trifasciatus* Eigenmann & Kennedy).
- Apistogramma* (pt) Meinken, 1962: 141 (key-like list of spp.; 23 spp., 2 sspp.).

Etymology

Heterogramma from *heteros* (Greek), different, and *gramma* (Greek), line, i.e. with different (from *Geophagus*) lateral line. Gender feminine.

Apistogramma from *apistos* (Greek), unreliable, and *gramma* (Greek), line, i.e. with unreliable (often rudimentary) lateral line. Gender feminine.

Neither name explained by Regan.

Pintoichthys, "em atenção ao Dr. Oliveira Mario de Oliveira Pinto, graças ao seu interesse em tornar possível a publicação do presente trabalho [Fowler, 1954]" (Fowler, 1954). Gender masculine.

Remarks

As pointed out on p. 8, Pellegrin (1904) guessed that Günther (1862) intended the genus *Mesops* primarily for *M. taeniatus* rather than for *Geophagus cupido*. In a way, Pellegrin's statement is a type-designation, but his use of the name *Biotodoma* for the genus invalidates the fixation, since the type-species of *Mesops* = *Biotodoma* was already given as *G. cupido* by Eigenmann & Bray (1894). Regan's (1906a) statement: "I am quite in agreement with Pellegrin in regarding *M. cupido* as a *Geophagus* and *M. taeniatus* and its allies as generically distinct; but the name *Biotodoma* cannot be applied to the latter.", together with the nomenclatural establishment of *Heterogramma*, may as well be interpreted as an indication of type-species, but this time with a genus for it. A definite type-fixation appeared first in Eigenmann (1910), and it definitely designates *M. taeniatus* as type-species. Jordan (1919) designated *H. borellii* as "orthotype" of the genus *Heterogramma*, but only Allen (in Eigenmann & Allen, 1942) has accepted this superfluosity.

Regan (1906a) used first neuter adjectival endings in connection with *Heterogramma*, viz. *taeniatum* and *trifasciatum*. Later he spelled adjectival names *amoenum* (1908), *trifasciatum* (1909), and *trifasciatum, ritense, amoenus, taeniatum, pertense* (1913). Most other authors have considered *Apistogramma* and *Heterogramma* as being neuter, only Ahl employing both feminine and neuter endings (1931: *parva* and *trifasciatum*). Myers & Harry (1948) definitely meant that *Apistogramma* is neuter, in their changing of *ornatipinnis* to *ornatipinne*.

In not explaining explicitly the meaning of his names, Regan left us with a problem. There are two Greek words that can be latinized into *gramma*, viz. *γράμμα* and *γραμμή*. The first is neuter and means letter, something written, or basic knowledge (cf. English words grammar, program), the second is feminine and means stripe or line. If the meaning is considered, there can be no doubt about which word Regan had in mind. Meinken (in Holly et al.) explains *Apistogramma* as meaning "mit unzuverlässiger Seitenlinie", i.e. the feminine word is the one sought, and it retains its gender after latinization. -a is also the common Latin feminine ending. The "gender problem" was first observed by Schmettkamp (1976), who noted that neuter endings to specific names were commonest in literature, but that also masculine (*amoenus*), and, mistakingly, feminine (*pleurotaenia*) occurred.

The genus *Pintoichthys* is the only junior subjective synonym of *Apistogramma*. Reason for invalidating it is presented on p. 33.

Diagnosis

- Gill-rakers on the sides of the lower pharyngeal tooth-plate
- Compressed lobe on the first epibranchial, with gill-rakers on the margin
- 3, rarely 4 or 6 anal fin spines
- 14–18 dorsal fin spines

These characters separate the genus *Apistogramma* from:

- *Apistogrammoides* Meinken, the only species of which has 7–9 anal fin spines, but also a different upper lateral line course, different colour pattern, etc.
- *Geophagus* Heckel, the 10 species of which have no tooth-plate gill-rakers, but also a different colour pattern, much deeper preorbital bone (lacrimal), toothed 4th ceratobranchial, more gill-rakers, different upper lateral line course, etc.
- *Biotodoma* Eigenmann & Kennedy, the 2 species of which have no tooth-plate gill-rakers, but also a different colour-pattern, deeper preorbital, 2 instead of 1 supraneural, etc.
- *Gymnogeophagus* A. de Miranda Ribeiro, the 4 species of which have no tooth-plate gill-rakers, but also a different colour pattern, no supraneurals, etc.
- *Papiliochromis* Kullander, the only species of which has no tooth-plate gill-rakers, but also a different colour pattern, lateral line branched on caudal fin, different jaw dentition, rather few dorsal fin spines, etc.
- *Acarichthys* Eigenmann, the 2 species of which have no tooth-plate gill-rakers, only one of them an epibranchial lobe, but also a different colour pattern, different lateral line course, etc.
- "*Crenicara*" *altispinosa* Haseman, which obviously has no epibranchial lobe, but also a different colour pattern, many dorsal fin rays, etc. (This species is known only from data on outer morphology given by Haseman, 1911c.)
- *Biotoecus* Eigenmann & Kennedy, the only species of which has only 7–8 dorsal fin spines.
- *Taeniacara* Myers, the only species of which has no epibranchial lobe, and also lacks a lateral line.

These 8 genera and 1 species, with *Apistogramma* form the group provisionally called Geophagines (p. 45), and may be regarded as the closest relatives of *Apistogramma*. From all other cichlid genera *Apistogramma* is separated by the epibranchial lobe, usually one or more of the other characters listed above as well.

The following characteristics also have to be regarded as more or less diagnostic for the genus, and are offered as a summary of the subsequent description: Parasphenoid articulation of the upper pharyngeal tooth plates; 5 branchiostegal rays; pseudobranch present, embedded; a single supraneural (predorsal bone); 22–24 vertebrae; spicular ossified; first hyobranchial straight, narrowest on middle; 5 hypurals, a parhypural spine (Vandewalle, 1973); no teeth on the 4th ceratobranchial; number of outer first ceratobranchial rakers reduced (0–5, usually less than 4); tip of maxilla usually exposed; maxilla at more than 45° angle to the horizontal (except in *A. taeniata*); vertical free edge of preoperculum serrated or entire (less than 42 denticuli); lower pharyngeal tooth-plate teeth unmodified; mouth terminal (subterminal in *A. taeniata*); jaws equal anteriorly; jaw teeth conical, apically recurved, in 2–4 series, not more than 60 in outer series; fold of lower lip continuous; orbit in anterior half of head length; orbit diameter greater than snout length (usually) and preorbital depth; dorsal fin

origin in advance of vertical from distal margin of gill-cover; dorsal fin base length more than 50 % of SL; 14–18 dorsal fin spines, 5–8 rays, D_{tot} 20–25; ratio dorsal fin spines to rays usually more than 2:1; 3 (rarely 4 or 6) anal fin spines, 7–11 rays; 11–12 (rarely 10 or 13) pectoral fin rays; pectoral fin rounded, to vent or anal fin spinous base; 16 principal caudal fin rays; caudal fin shape basically rounded; flank scales large, ctenoid, not different in size from lateral line scales; squ. long 20–24; squ. tr. $7 + 1 + \frac{1}{2} - 1 \frac{1}{2}$; predorsal and preventral scales cycloid; cheek and opercular bones, except preoperculum, scaled; dorsal and anal fins scaleless; caudal fin scaled basally; 16 circumpeduncular scales; upper lateral line separated from dorsal fin by $\frac{1}{2}$ scale for most of its course, posterior part commonly of pored scales, not overlapping lower; lower lateral line anteriorly or entirely of pored scales usually, of not more than 10 scales, at most 8 canals; lateral line on caudal fin of 1–2 scales, immediately behind lower lateral line of body; colour pattern of 7 transverse bars, first above operculum, last on caudal peduncle, a spot in 3rd bar, caudal fin base spot on middle rays, a band from gill-cover to caudal fin base, a stripe from orbit to occiput, another to mouth, a third posteriorwards to gill-cleft, a fourth to join of sub- and interoperculum, dark anterior 2–3 dorsal fin membranes, but all markings not exclusive and not present all in every species; no ocellus-like spot; sexual dimorphism: males larger, with additional life colours, longer ventral fin, longer soft dorsal and anal fins, in some species with produced anterior dorsal fin lappets and/or caudal fin rays forming one or two streamers, females with contrasting colour pattern when brooding; maximum size 63 mm SL; eggs of p-type (Wickler, 1960).

Species

Below are listed the previously described species of *Apistogramma* considered valid (24), and 14 new species, data from which are included in the diagnosis and the subsequent description. 12 of the latter are described later in this paper.

In the list appear in all 36 nominal species, and 2 undescribed. 3 of these are doubtful, viz. *A. amoena*, *A. parva*, and *A. sweglesi* (see p. 142). The status of 4 more species is not clear, viz. *A. taeniata* (p. 142), *A. pleurotaenia*, *A. rondoni*, and *A. aequipinnis*. The genus contains at least 10 more species from the Amazonas and Orinoco basins, of which adequate material is not yet available.

Names not appearing in the list are considered junior synonyms on basis of studies on type-material:

- Heterogramma corumbae* Eigenmann & Ward = *A. commbrae*
- Heterogramma trifasciatum maciliense* Haseman = *A. trifasciata*
- Apistogramma ortmanni rupununi* Fowler = *A. steindachneri*
- Apistogramma ornatipinnis* Ahl = *A. steindachneri*
- Apistogramma reitzigi* Ahl = *A. borellii*
- Apistogramma ambloplitoides* Fowler = *Acaronia nassa* (p. 144)
- Apistogramma wickleri* Meinken = *A. steindachneri*
- Apistogramma trifasciatum harald schulzi* Meinken = *A. trifasciata*
- Apistogramma klausewitzi* Meinken = *A. bitaeniata* (p. 97)
- Apistogramma kleei* Meinken = *A. bitaeniata* (p. 97)

or considered synonyms on basis of careful consideration of the original descriptions:

Heterogramma ritense Haseman = *A. borellii*
Apistogramma weisei Ahl = *Taeniacara candidi*

or considered unavailable:

Heterogramma ortmanni Eigenmann in Haseman
Apistogramma taeniatum longirostris Meinken

or placed in a separate genus:

Apistogramma ramirezi Myers & Harry = *Papiliochromis ramirezi*.

I have examined at least one specimen of each of 35 species listed (not of: *A. amoena*, type lost; *A. rondoni*, no response to loan request; *A. sweglesi*, type-series dislocated?). Besides, the holotypes of *A. pertensis* and *A. ortmanni* (but several paratypes), could not be reexamined, no museum admitting having them.

It may be pertinent to remark here that with at least 38 species (and probably more than 50), *Apistogramma* is the largest genus of South American cichlids. The only Neotropical genus with more species is *Cichlasoma* with more than 100 spp., the majority in Central America, only about 20 species in South America.

List of valid and to be described *Apistogramma* spp., with distribution, number of wild specimens examined, and maximum SL in mm recorded for each sex (in paranthesis of not wild).

Species	Distribution	n	♂	♀
<i>A. taeniata</i> (Günther, 1862)	R. Cupari, Brazil	1	42	—
<i>A. amoena</i> (Cope, 1872)	R. Ampí-yacú, Peru	0		
<i>A. agassizii</i> (Steindachner, 1875)	Along R. Amazonas and R. Solimões	226	42	32
<i>A. irifasciata</i> (Eigenmann & Kennedy, 1903)	R. Paraguay and R. Guaporé	48	38	24
<i>A. commbrae</i> (Eigenmann in Regan, 1906)	R. Paraguay	16	23	28
<i>A. borellii</i> (Regan, 1906)	R. Paraguay	26	36	25
<i>A. steindachneri</i> (Regan, 1908)	Guyana, Surinam	106	63	38
<i>A. pleurotaenia</i> (Regan, 1909)	R. Paraguay	(1)	—	(28)
<i>A. pertensis</i> (Haseman, 1911)	Manacapuru to Santarem	62	39	30
<i>A. ortmanni</i> (Eigenmann, 1912)	Guyana	8	36	28
<i>A. rondoni</i> (A. de Miranda Ribeiro, 1918)	R. Paraguai	0		
<i>A. parva</i> Ahl, 1931	R. Capim, Brazil	1	16	
<i>A. bitaeniata</i> Pellegrin, 1936	Upper R. Solimões, R. Amazonas in Peru	22	33	25
<i>A. aequipinnis</i> Ahl, 1938	R. Paraguay (?)	(1)	(35)	—
<i>A. cactuoides</i> Hoedeman, 1951	Upper R. Solimões, R. Amazonas and Ucayali in Peru	23	41	31
<i>A. sweglesi</i> Meinken, 1961	Leticia region, Peru	0		
<i>A. hoignei</i> Meinken, 1965	R. Portuguesa, Venezuela	(2)	—	(32)
<i>A. gibbiceps</i> Meinken, 1969	? R. Negro, Brazil	(7)	(45)	—
<i>A. geisleri</i> Meinken, 1971	Óbidos	3	25	28
<i>A. luelingi</i> Kullander, 1976	Todos Santos, Bolivia	15	26	29
<i>A. macmasteri</i> Kullander, in prep.	R. Meta, Colombia	14	55	34
<i>A. hongloi</i> Kullander, in prep.	R. Guarrojo, Caño Perro, Colombia	14	34	30

<i>A. viejita</i> Kullander, in prep.	R. Yucao, Colombia	3	30	20
<i>A. iniridae</i> Kullander, in prep.	R. Inirida, Colombia	29	36	29
<i>A. moae</i> sp. nov.	R. Moá, Brazil	2	50	—
<i>A. regani</i> sp. nov.	near Manaus	40	49	29
<i>A. caetei</i> sp. nov.	R. Caeté, R. Apeu, Brazil	4	36	—
<i>A. piauiensis</i> sp. nov.	R. Parnaíba, Brazil	3	—	23
<i>A. elizabethae</i> sp. nov.	R. Uaupés, Brazil	11	40	24
<i>A. brevis</i> sp. nov.	R. Uaupés, R. Tiquié, Brazil	114	39	27
<i>A. personata</i> sp. nov.	R. Uaupés, Brazil	23	49	33
<i>A. meinkeni</i> sp. nov.	R. Uaupés, Brazil	35	35	32
<i>A. uaupesi</i> sp. nov.	R. Uaupés, Brazil	48	28	26
<i>A. gephyra</i> sp. nov.	mouth of R. Negro to Santarem	18	33	27
<i>A. pulchra</i> sp. nov.	R. Candeias, Brazil	9	32	19
<i>A. roraimae</i> sp. nov.	Boa Vista, Roraima, Brazil	5	23	20
<i>A. sp. nov.</i>	R. Oyapock, Fr. Guyana	6	41	27
<i>A. sp. nov.</i>	Cáceres, Brazil	3	37	24

Comparative material

For the description below was used all wild specimens listed in the table above, and the following material: *Apistogramma agassizii*, 1 specimen, pers. coll. unreg., alizarin (import); *A. borellii*, 1 specimen, pers. coll. unreg., alizarin (aquarium); *A. cacauioides*, 1 specimen, pers. coll. unreg., head sectioned and stained (import?); *A. bitaeniata*, 1 specimen, pers. coll. unreg., dissected (import?); *A. steindachneri*, 1 specimen, pers. coll. unreg., alizarin, 1 specimen pers. coll. unreg., dissected (both aquarium); *Apistogrammoides pucallpaensis*, SMF 7565 (holotype), SMF 7566-7568 (3 paratypes), 1 specimen, SMF 12635 pt (import?), 4 specimens, pers. coll. unreg. (aquarium); *Acarichthys heckelii*, 1 specimen, pers. coll. unreg. (import); *A. geayi*, 1 specimen, pers. coll. unreg. (aquarium?); *Aequidens curviceps*, 2 specimens, pers. coll. unreg. (import?); *Crenicara filamentosa*, ZIMH 343 (lectotype), ZIMH 343 (paralectotype), 3 specimens NRM 11245, 2 specimens NRM 11246, 17 specimens 11247, 5 specimens NRM 11248, 1 specimen 11249, 2 specimens, pers. coll. unreg., alizarin (aquarium); *Nannacara sp.*, 3 specimens, pers. coll. 43-0001, 1 specimen, pers. coll. 43-0002, 1 specimen pers. coll. 43-0003, alizarin (all aquarium); *Cichlasoma bimaculatum*, 6 specimens, pers. coll. unreg. (import; one alizarin); *Papiliochromis ramirezi*, 9 specimens, NRM 11250, 7 specimens, NRM 11251, 21 specimens, NRM 11252; *Pelvicachromis taeniatus*, 1 specimen, pers. coll. unreg. (aquarium); *Geophagus surinamensis*, 1 specimen, pers. coll. unreg. (aquarium?); *Pterophyllum scalare*, 1 specimen, pers. coll. unreg. (import).

Body shape

The body shape is of fairly regular cichlid fashion, i.e. for a percoid moderately elongate or elongate, laterally moderately compressed, deepest just in advance of the ventral fin insertions and tapering by the slopes of the anal and dorsal fin bases. Within the genus may be distinguished deep (depth up to about 40 % of SL) and elongate species (to just below 30 % of SL), and all intermediate forms. The depth generally increases with increasing SL.

The caudal peduncle length occupies 7.8–18.3 %, generally 10–15 % of the SL; its depth decreases caudad, the ventral edge being longer than the dorsal and oblique; on the middle of the peduncle the depth is 11.6–20.7 % of the SL. Specimens with a longer than deep caudal peduncle are not uncommon among Amazonian species, but generally the length is only from little more than 50 % to about 90 % of the depth, total range 42.9–123.5 %.

The head shape varies, but the profile may generally be described as bluntly pointed. The predorsal contour may be straight or arched within a species, in one species only do we find an occipital hump developed, viz. in male *A. gibbiceps*. The preventral head contour also varies slightly in convexity; especially in dehydrated specimens the lower jaw end projects somewhat, forming an angle in the profile below the orbit. Generally, deep species have short heads, and elongate species long heads, but not always, and the head length generally decreases with increasing SL (total range 27.9–41.7 % of SL). The depth (22.0–35.7 % of SL) is always greater than the width (12.0–20.9), and lesser than the length, dependent to some degree on the body depth.

The snout is usually shorter than the orbit diameter and in shape more or less bluntly pointed. It occupies 3.6–12.5 % of the SL, generally less than 10 %, and becomes longer with increasing SL. The mean length in Amazonian species will probably be found to be close to 6 % of the SL in most species.

The orbit is situated in the anterior half of the head length, usually slightly below the forehead contour. Its shape is approximately circular. In small specimens its lower rim is at the horizontal level of the lower lip, but more dorsal in larger specimens, to slightly above the level of the upper lip. The diameter occupies 9.4–16.1 % of the SL (generally 10–15 %), proportionally larger in smaller specimens.

The lacrimal bone is longer than deep, the depth always distinctly less than the orbital diameter, down to 1/7 or 1/8 in small specimens, greater in adults (total range 0.8–4.9 % of SL).

The mouth is terminal in position except in *A. taeniata* in which the lower jaw is an insignificant part of the snout. In comparison with other cichlids, the mouth size is rather moderate, only *A. cacatuoides* has a rather large mouth. The lips are moderately thick, the fold of the lower continuous. The premaxillary processes are short, but protractile. The maxilla is at more than 45° (c. 60°) angle to the horizontal, except in *A. taeniata* in which it is less. The tip is usually exposed, but most of the bone is covered by the lacrimal. It reaches to about the margin of the orbit, at most to its centre.

Size

The list on p. 25 summarizes maximum length data for 35 species. The largest specimen recorded is a male *A. steindachneri*, 62.8 mm SL, 84.6 mm TL. The largest female recorded is of the same species, and is 38.3 mm SL, 51.8 mm TL. Specimens of more than 39 mm SL are known from 10 of 31 species, and all are males. Of 27 species females of more than 29 mm SL are known from 8 species. In some species of which only individuals less than 30 mm SL are known, females larger than the largest male are known (*A. commbrae*, *A. luelingi*), but as a rule the maximum length of males is greater than that of females of the same species. In species of which a larger material is available the maximum size difference

between the sexes is 2 (*A. uaupesi*), 3 (*A. meinkenii*), 10 (*A. agassizii*), 12 (*A. brevis*), 20 (*A. regani*), or 25 (*A. steindachneri*) mm. One may expect that in all species males grow larger than females, but that the size difference varies between species. Adult size appears to be reached at between 20–30 mm SL.

In aquarium literature the sexual size dimorphism is usually exaggeratedly emphasized. In aquarium small fishes grow much larger than they would do in nature, and this effect is especially upon males who are relieved from the constant brooding stress on females. The largest not wild specimen that I have examined is the holotype of *A. wickleri* [= *A. steindachneri*], 75.8 mm SL, 98.8 mm TL.

Data from aquarium literature (Holly et al.; Pinter, 1951 a, b; and others) indicate that in the aquarium *Apistogramma* specimens are sexually mature in about 4 months, and are 12–15 mm long after 5–6 weeks from egg-laying. In estimating the reproductive periods (in the Ecology sections of the species descriptions), 10–15 mm specimens are thus assumed to be about 1–2 months old. Growth rate may be different in aquarium than in the natural habitat, however.

Fins

The dorsal fin is rather long, its base length more than one-half of the SL (52.1–66.4 %), generally increasing with increasing SL. It commences with a frequently minute spine in advance of a vertical from the distal margin of the gill-cover. The spines increase gradually in length to the last, but except for the anteriormost three to four, they are usually of almost the same length. The number of spines varies from 14 through 18, 15–16 being the commonly encountered counts. There is usually less than one-half as many rays as spines, 4 (rarely) – 8, commonly 6 or 7. The anterior rays are always longer than the last dorsal spine, the ultimate often very short and unbranched. The middle rays are longest and form usually a point, frequently continued by a filament in males. Counts encountered are: XIV. 6–8, XV. 3. i^v, XV. 4. ii, XV. 5–8, XVI. 4.i–8, XVII. 4.i–8, XVIII. 4.i (the last in one specimen of *A. commbrae*). The total number of spines and rays varies between 20 and 25, i.e. there are about as many dorsal radii as scales in a longitudinal series and vertebrae.

In several species the anterior dorsal lappets of males are much prolonged, the longest (the 3rd or 4th usually) considerably longer than the spine before it. The lappets may also be long and pointed anteriorly in the fin or long and united beyond spine tips. "Normally" as in females and young, they are pointed or truncate, and reach little beyond spine tips.

The anal fin is symmetrical with the dorsal fin, i.e. the soft part begins opposite the beginning of the soft dorsal fin, but since the slope of the anal fin base is greater than that of the dorsal fin base it ends slightly before the end of the dorsal soft fin base, even if equal in length. The length of the anal fin base is 14.8–26.6 % of the SL, commonly less than 20 %. The regular number of spines is 3, but one indi-

vidual of *A. agassizii* examined has only 2 (probably abnormal), one species has usually 4 spines (*A. luelingi*), and 4 spines are found in individuals of 4 other species (*A. agassizii*, 1 specimen; *A. cacatuoides*, 1 specimen; *A. commbrae*, 2 specimens; *A. pleurotaenia*, only known specimen). The single known specimen of an undescribed species from the R. Guaporé (ZIMH 1210A; paratype of *A. trifasciata haraldschultzi*) has 6 anal spines (*A.* VI.5.i). It is generally believed that Neotropical cichlid species have either invariably 3 anal spines or a variable number greater than 3, and that the anal spine number is a reliable generic character. The above noted 4-spined individuals are surely exceptional, but the *A. luelingi* indicate that 4 spines may be an advanced character state that may occur within natural taxa normally characterized by 3 anal spines, and that a division based on anal spine number is of limited value. There are 4–8, regularly 6–7 anal fin rays, and a total of 7–11, commonly 9–10 anal fin radii, i.e. less than one-half as many as in the dorsal fin. The spines increase in length to the last which is longer than the last dorsal spine except in large individuals. The soft fin shape is similar to that of the soft dorsal fin. Counts encountered are: III.3.iii, III.4, III.4.ii, III.5–8, IV.4.i–6.

The caudal fin shape is basically rounded or subtruncate, never emarginate or truncate as in other Geophagines, but rather of the type found in *Aequidens* and *Cichlasoma*. The number of principal rays in each lobe is 16 (8 + 8), one or two of the marginal rays in each lobe unbranched. In males of many species the shape is modified as the result of certain rays being prolonged. In *A. agassizii* the middle rays are much prolonged, gradually shorter to the marginal rays. In *A. bitaeniata*, *A. steindachneri* and others, the middle rays in each lobe are prolonged. Young males have female (basic) caudal fin shape. The caudal and dorsal fin modifications often occur in the same species (*A. bitaeniata*, *A. cacatuoides*, etc.), or only the dorsal lappets (*A. trifasciata*, *A. macmasteri* group), or only the caudal fin rays (*A. agassizii*, *A. steindachneri*, etc.) are prolonged.

The pectoral fin is rounded and asymmetrical. It has 11 or 12 rays (rarely 10 or 13), and a supporting ray that is not separated from the superior principal ray. The marginal rays are unbranched. The base is a short axilla, and laid backwards the fin tip is above the vent or the base of the spinous anal fin.

The ventral fins originate close together below or slightly behind a vertical from the pectoral axilla insertion. The count is I. 5 or, rarely, I. 4.i. The spine reaches halfway to vent or anal fin origin, rarely is it shorter. The first ray is the longest, produced by a more or less long filament in males of several species, the inner rays gradually shorter.

Scales

With the following exceptions the scales are ctenoid: before the dorsal fin and in various degrees towards the flanks, exceptionally a short distance behind the dorsal fin origin above the upper lateral line; before the ventral fins and also usually between their bases; with exceptions on cheek, operculum and suboperculum; with rare exceptions on interoperculum; with many exceptions distally on

the caudal fin. On the pectoral axilla the type of scales varies. The midventral scales do not have ctenii along the median line.

The predorsal squamation ends just above the median frontal lateralis pore. Usually the preventral squamation proceeds forwards of the free edge of the branchiostegal membrane, but in several species (*pertensis* group) the throat is naked. The preoperculum is naked, in some species also the lower part of the cheek.

On the cheek the scales are arranged in series (1—6; usually 3), on operculum (6—17 scales) more irregular. On suboperculum are 1—2 series parallel with the border to the operculum, 2—9 scales in total. The interopercular scales are in one series, of 1—4 scales. Usually the cheek and gill-cover scales are fairly deeply embedded, and particularly the interopercular scales difficult to observe without manipulation. Embedment characterizes also the predorsal and preventral scales. The predorsal scales are irregularly arranged along the midline, the preventral anteriorly, where they are also quite small.

The squ.tr. count commonly obtained is $7+1+1$, in very elongate species/specimens $7+1+1\frac{1}{2}$, in very deep species/specimens $7+1+1\frac{1}{2}$. The squ. long. count varies from 20 through 24, but not by more than 3 scales within the same species. There are 16 circumpeduncular scales (7 between the lateral line scales). Between the origins of the soft dorsal and anal fins are 7 horizontal scale series. There are 2 scales between the pectoral axilla and the ventral fin base.

The largest scales are those of the anterior flanks, size reduction proceeding towards edges. The lateral line scales are not different in size from adjacent scales.

The fins are, with two individual exceptions (probably abnormal), naked except for the caudal fin. The body scales next to dorsal and anal fin bases do not cover these, but in a specimen of *A. hoignei* and one of an undescribed species (ZIMH 1210A) are minute scales on the soft dorsal fin base. The caudal fin squamation consists in a proximal part of rather large, ctenoid scales, about 3 scales long, and distalwards smaller scales, between the rays, distally very elongate and frequently non-denticulate. The squ. caud. count generally increases with increasing SL, from 3 to around 15 in large males. Up to one-half of the length of the fin may be scaled but usually only $1/4$ to $1/3$.

The upper lateral line proceeds rapidly upwards to run at only one, posteriorly $1/2$ scale distance from the dorsal fin for most of the length. It is separated from the lower lateral line by two horizontal scale series.

In small specimens the lateral lines are chiefly pored. The canals form from minute conical projections formed above and below each pore. These unite over the pore and grow into a tube along the exposed portion of each scale. Thus, small specimens have fewer canals than larger specimens of the same species. But exceptions exist, and in some species canals are rarely or never developed in the

lower lateral line and the number of canals reduced in the upper lateral line (Paraguay basin spp.). The pores are normally found posteriorly in the upper lateral line and anteriorly in the lower.

The upper lateral line reaches to below the end of the spinous dorsal fin but is frequently continued by very few (1—2 usually) pores or canals on the next scale series below (subserial). In some species occur pored scales also on the next scale series (subsubserial). The total number of upper lateral line scales oscillates around 15 usually; recorded variation 0—18 canals, 0—19 canals + pores. There is no overlap of the lateral lines. The lower comprises at most 10 scales, 0—8 of which may have canals, very rarely no scale is modified. In several species the lower line is continued by 1, rarely 2 canals or pores on the caudal fin. The lateral line is continued on the head by pores, arranged as shown in Fig. 2.

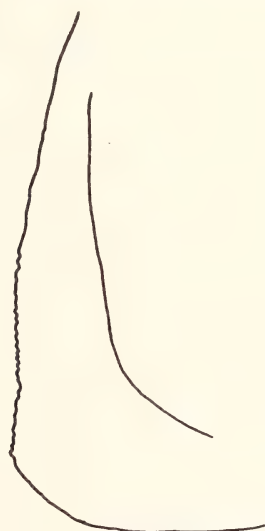


Fig. 1. Serrated preoperculum in a specimen of *Apistogramma steindachneri* (FMNH 75164, 23.6 mm), c. 15 x.

Preoperculum serrations

Although projections of various kinds on opercular bones are not uncommon among perciform fishes, other than even-edged (entire) opercularia are known only from a few South American species within the family Cichlidae, viz. those of the genera *Batrachops*, *Crenicichla*, and *Crenicara*, and the species *Papiliochromis ramirezi*, *Crenicara altispinosa* Haseman, and *Pintoichthys trifasciatus* (Eigenmann & Kennedy). In these, the preoperculum is always or individually serrated along the free vertical edge and corner, and this condition has been regarded as of systematic importance.

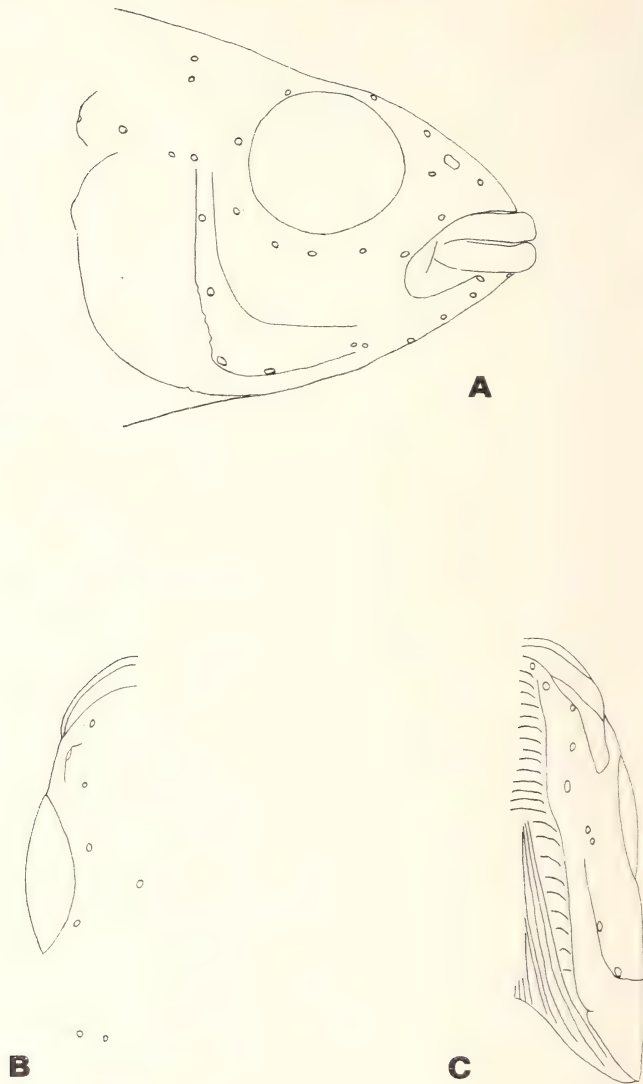


Fig. 2. Sketch of head of *Apistogramma* specimen showing lateralis pores. A lateral aspect, B dorsal aspect (left side), C ventral aspect (left side).

The genus *Pintoichthys* was established for *Apistogramma trifasciata* on basis of the serrated preoperculum (Fowler, 1954). I have not seen the character in that species, but I have found it in the following species: *A. agassizii*, *A. bitaeniata*, *A. brevis*, *A. cacatuoides*, *A. pertensis*, *A. regani*, *A. steindachneri*, and *A. uaupesi*. This list suggests to me rather that Fowler's genus is invalidated, than that the listed species should also be included in it.

As apparent from the species descriptions given below, the frequency of individuals with serrations may be very low, and is never a species character. In *A. steindachneri* and *A. regani* serrations are found only in individuals from certain populations. The number of denticuli may be as high as 41 (*A. pertensis*), but usually there are less. The projections are commonly irregularly distributed along the preoperculum edge, and quite small. In *Crenicara* they are distinct, numerous, and regularly arranged, the number up to 100 in *C. punctulata*, up to 42 in *C. filamentosa* (Kullander, in prep. b). In *Papiliochromis* they are much like in *Apistogramma*, but more frequent, usually less than 20 (Kullander, in prep. c). *Crenicichla* and *Batrachops* have rather a jagged preoperculum edge, but there appears to be quite a variation between the many species. The table should give an idea of the variation between the genera.

Genus	No. spp.	w. serrations	frequency	developm.	max. no.
<i>Crenicara</i>	3	all	all indiv.	regular	100
<i>C. altispinosa</i>	1	all	?	?	?
<i>Crenicichla</i>	c. 26	all	most ind.	varying	?
<i>Batrachops</i>	c. 6	all	most ind.	varying	?
<i>Papiliochromis</i>	1	all	+ 50 %	irregular	40
<i>Apistogramma</i>	38	9	few	irregular	41

Jaw teeth

The jaw dentition is made up of relatively strong, pointed, apically recurved teeth, in an anteriorly broadening band in each jaw. The outer series extends along the entire rim of each jaw. The inner (1—3 series) are commonly confined to the anteriormost part of the jaw, but may be longer, and of different lengths in each jaw.

The number of teeth in the outer series increases with increasing SL. The largest specimens of a species may have as many as 60 teeth in this series. The development of the inner series is more irregular. One of these may, in adults at least, be as long as the outer, but if more than two, one is commonly restricted to the symphyseal part of the jaw (commonly the inner). A lateral inner series is found in *A. macmasteri*, *A. borellii*, *A. regani*, *A. ortmanni*, *A. cacatuoides*, *A. agassizii*, *A. bitaeniata*, *A. elizabethae*, *A. gibbiceps*, *A. personata*, *A. trifasciata*, *A. brevis*, *A. gephyra*, *A. pertensis*, *A. iniridae*, *A. uaupesi*, and *A. taeniata*. 3—4 series of teeth in both jaws are found in the *macmasteri* and *regani* group species, *A. sp. nov.* (Oyapock), the Paraguay basin species, *A. luelingi*, *A. steindachneri*, *A. agassizii* and *A. bitaeniata*. *A. gibbiceps* and *A. gephyra* have 3 lower jaw series, and 2 upper jaw series, the remainder 2, *A. trifasciata*, *A. brevis*, and *A. meinkeni* intermediate (3rd series not always developed).

The outer teeth are larger than the inner, and anterior stronger than posterior. In large specimens of *A. agassizii*, *A. trifasciata*, *A. cacatuoides*, *A. bitaeniata*, and *A. pertensis*, the anteriormost teeth are commonly enlarged, subcaniniform.

In general, the shape of the tooth-band and the teeth is similar to that of *Aequidens*, *Nannacara*, or South American *Cichlasoma* species, and may be regarded as relatively unspecialised. *Crenicara filamentosa* Ladiges, has very strong anterior teeth (Kullander, in prep. b), and *Papiliochromis ramirezi* reduced number of teeth (Kullander, in prep. c).

The dentition needs deeper study, but it may be conjectured that many series is ancestral to few, and that a laterally extended inner series is a derived character.

Gill-rakers and tooth-plates

The gill-rakers of all available Neotropical cichlids are of the dimorphomonacanth type (sensu Zander, 1906, who did not study cichlids). The rakers of the external surface of the first ceratobranchial (C1) are often reduced in size and number, but in some genera very long and numerous (e.g. *Chaetobranchius* Heckel). Of the other rakers those of the fourth ceratobranchial (C4) differ from the rest in being more teeth-like. In but few genera occur rakers along the lower pharyngeal tooth-plate opposite the C4 rakers.

In a generalised Neotropical cichlid, *Cichlasoma bimaculatum* (Linnaeus, 1758), all ceratobranchials carry rakers, but not the lower pharyngeal tooth-plate. The superior ridge between the series of rakers on each arch is moderately developed. The external C1 rakers are simple, and in preserved specimens they lie with their apices rostrally. The size of a raker decreases the more rostral its position, but each raker is connected with a non-osseous elevation between it and the median ridge, and it becomes larger near the rostral end of the arch. In the most rostral part, these "soft rakers" (SRs) gain contact with the corresponding SR on the internal side of the arch. In *C. bimaculatum* the SRs are very moderately developed on the external C1, but on the inner side of it and on C2 and C3 they are dominant. The rakers of the internal C1, of C2 and C3, and external C4 form knobs which constitute the interlocking mechanism of the arches. On C4 the SRs become smaller rostrally, being largest medially on the arch. There are no distinct SRs on the internal C4 and the internal C4 rakers are small, not knob-like, but finger-like. On the C4 there is also a distinct rather median tooth-patch on the internal surface (a single small dental plate with two teeth in an alizarin specimen).

Aequidens curviceps Ahl, 1924, and a *Nannacara* species are essentially similar, but the shape of the outer C1 rakers differs and there is no tooth-patch on the C4.

In *Geophagus surinamensis* the picture is very different. The rakers and the SRs appear to form bifurcate rakers which join above a high soft median ridge. The upper C1 rakers tend to become long and slender, as they are on E1 and the edge

of the lobe. They become smaller and separate from the SRs rostrad. The rakers form the interlock structure on the inner side of C1, on C2 and C3, and the outer side of C4. On C4 the median ridge is considerably reduced and there is a tooth-patch, obviously of four close dental plates, mediorostrally on the inner surface. There are no SRs on the internal side, but the rakers are developed into long finger-like structures. The lower pharyngeal tooth-plate lacks rakers.

In *Apistogramma*, studied particularly on *A. steindachneri*, there is considerable reduction in the number of outer C1 rakers. In some species there are no ceratobranchial rakers at all. Reduction in size and number proceeds caudally. In *A. steindachneri* there may be as many as 7 external C1 rakers, and that number approaches the common in South American cichlids. The number and size of the inner rakers appears not to be reduced, but the SRs are inconspicuous on all arches. The inner C4 rakers are as described for *C. bimaculatum*, but in *Apistogramma* they have an interlocking counterpart in a series of rakers along the side of the lower pharyngeal tooth-plate. These appear on alizarin-stained material to be osseous only in the form of a basal plate. There is no trace of a dental plate on C4. The lower pharyngeal tooth-plate is made up of bilateral elements forming a unit, but the anterior processes are not quite fused rostrally. The upper pharyngeal tooth-plates are separated from each other. All bear pointed teeth, stronger in the upper tooth-plate.

Apistogrammoides has short, but many (up to 7) C1 rakers. It is otherwise like *Apistogramma*, also in the pharyngeal rakers.

Acarichthys heckelii is characterized by a much reduced or feebly developed lobe on the first epibranchial. It is otherwise similar to *Geophagus*, but the SR and raker development is not so marked. It has also a C4 dental plate. A C4 plate is present also in an *Aequidens* species of geophagine habitus, *Ae. geayi* (Pellegrin, 1902). I suggest that it be removed from *Aequidens*, and, provisionally, be placed with *Acarichthys heckelii*, which it resembles most. It has no epibranchial lobe, but small preventral scales, deep preorbital, truncate or emarginate caudal fin, many cheek scale series (4–5) and pectoral rays (15), D. XIV–XV.9–11, A. III.8 (Pellegrin, 1902b; pers. obs.).

The apophysis of the upper pharyngeals is in *Apistogramma* from the parasphenoid, without incorporation of basioccipitals or prootics. This condition is found also in *Cichlasoma bimaculatum*, *Nannacara* sp., and *Crenicara filamentosa*. According to Regan (1920), the basioccipitals contribute in but one Neotropical cichlid genus, *Cichla* Schneider, 1801.

The epibranchial lobe

The most important character defining the geophagines is the flattened lobe on the first epibranchial, first described by Heckel (1840). It has been discussed from various aspects by Agassiz & Agassiz (1969), Pellegrin (1904), Haseman (1911b), and Trewavas (1974). Its structure and function has yet to be explained.

Macroscopically, three types of lobes can be distinguished: (1) In *Retroculus* and *Acarichthys heckelii* there are no rakers along the edge, but basally on the epibranchial proper, (2) in *Geophagus* it is hyperdeveloped and carries long rakers along the free edge, (3) in *Apistogramma*, *Apistogrammoides*, and *Papiliochromis* it is smaller than in *Geophagus*, and the rakers along the edge are short. The differences between the latter two groups are probably due to differences in feeding, since the lobe has probably some function in the feeding mechanism. The lobes of *Gymnogeophagus*, *Biotodoma*, and *Biotocus* have still to be described in more detail.

Trewavas (1974) confused the lobe in *Geophagus* with a downhanging pharyngeal roof pad found in various Afrotropical cichlids. This pad is a modification of the histologically specialised epithelium anterior to the upper pharyngeal tooth-plates (cf. Trewavas, 1974) found in all cichlids available to me. The hanging pad and its unmodified counterpart was described in detail by Trewavas (1974). She called the latter "sessile pad".

I have studied the epibranchial lobe chiefly on *Apistogramma steindachneri* and *A. cacauioides*. For comparison were examined macroscopically the pharynx of *Cichlasoma bimaculatum* (unmodified), and *Pelvicachromis taeniatus* (Boulenger) (African, with hanging pad). Comparison with these and with Trewavas (1974) shows that the lobe is structurally, but perhaps not so much functionally, unrelated to the hanging pad, and seems to confirm Trewavas' observation that the latter is a hyperdevelopment of the sessile pad.

In *Apistogramma* (Fig. 3) the roof of the oropharynx can be divided into three regions. Anteriorly is a strongly folded epithelium forming a groove medially, "unfolding" to some extent posterolaterally as the buccal cavity becomes wider before this epithel abruptly terminates. Behind it, the roof of the pharynx commences with a translateral narrow isthmus of seemingly unspecialised epithel which may be strongly pigmented. Posteriorly, anterior and lateral to the upper pharyngeal tooth-plates, are bilaterally symmetrical areas of highly tuberculate, seemingly mucous epithel, somewhat elevated particularly medially. This epithel extends onto the tooth-plates.

The first epibranchial is attached under the unspecialized epithel and from it extends transversely a narrow ridge which reaches a flattened ventral swelling (the lobe) of the epibranchial. There is no mucous epithel over the second epibranchial. The mucous areas are sharply pinched off from the rest of the pharynx by a distinct groove.

The lobe has a bony skeleton, a compressed broad osseous extension of the epibranchial. Such a structure characterizes also the second epibranchial, but in a more rostral direction. On the sectioned example of an *A. cacauioides*, the lobe skeleton is essentially of bone, with a superior flange of hyaline cartilage (Fig. 6). The epiosseous epithel is not different from that otherwise characterizing the pharynx, except that it is somewhat thin and has no tubular secretory cells.



Fig. 3. The roof of the pharynx in a specimen of *Apistogramma steindachneri*, 35.5 mm SL (right side, c. 9x). 1-4 = epibranchials 1-4; L = lobe; O = oral epithel; T = upper pharyngeal tooth-plate.



Fig. 4. The roof of the pharynx in a specimen of *Pelvicachromis taeniatus*, 49.5 mm (left side, c. 9x). 1-2 = epibranchials 1-2; P = hanging pad; O = oral epithel; T = upper pharyngeal tooth-plate.

Generally, the pharynx is rich in taste buds, and the mucous dorsal epithel contains secretory cells (hardly staining in Masson's trichrome) (Fig. 5).



Fig. 5. *Apistogramma cacatuoides*, 23.7 mm. Lateral view of sagittal section of head, showing lobe (Masson's Trichrome, 10 μ).

In *Pelvicachromis taeniatus* (Fig. 4) there is no middle region of unspecialized epithel, but the mucous epithel extends anteriorly to the margin of the folded buccal epithel. However, over the attachment of the second gill-arch the mucous epithel area is considerably thickened to form a somewhat flattened hanging pad which for some bit follows the course of the second epibranchial.

Cichlasoma bimaculatum is similar to *Apistogramma* in having a middle isthmus of unspecialized epithel, but there is no lobe on the first epibranchial. Instead, I notice that the mucous area extends onto part of the epithel covering the horizontal part of the second epibranchial, and thus, because of the slight elevation due to the underlying bone there forms a very little pad. The skeletal



Fig. 6. Same specimen as in Fig. 5. Sagittal section of head, near median, showing lobe (L) and pseudobranch (P). E = eye; arrow indicating oralward direction. (Masson's Trichrome, 10 μ .)

structure is a short, compressed osseous flange of the second epibranchial, present also in *Nannacara* sp., and in *Crenicichla multispinosa* (Vandewalle, 1971: Fig. 19). The first epibranchial skeleton is unmodified in the non-geophagine taxa (and in *Acarichthys geayi*?).

Conclusively, the sessile pad is a basic structure in cichlids, and may be enlarged to form a hanging pad. It is associated with the second epibranchial, which by a flattened extension forms its skeletal basis (cf. Trewavas, 1974). The lobe is formed independent of the pad in *Apistogramma*, and forms by the skeletal support of the first epibranchial.

Other anatomical characters

Gosse (1976) found the number of supraneurals useful for distinguishing *Bioto-doma* (2 supraneurals), *Geophagus* (1) and *Gymnogeophagus* (0), and considered an evolutionary series from 2 to 0. Data on supraneural number in other cichlids (Vandewalle, 1971; Gosse, 1976), support the hypothesis that higher numbers are more plesiomorph. *Apistogramma steindachneri*, *A. macmasteri*, *A. hongloi*, *A. viejita*, *A. iniridae*, *A. regani*, *A. agassizii*, and *A. borellii* have one supraneural, like *Apistogrammoides pucallpaensis*.

Radiographed specimens have 22–24 vertebrae: *A. borellii* (22); *A. macmasteri*, *A. hongloi*, *A. viejita*, *A. cactuoides*, *A. regani*, *A. steindachneri*, *A. agassizii* (24); *A. iniridae* (23–24). These numbers are very low for cichlids. *Papiliochromis*

ramirezi has 25–27 vertebrae (Kullander, in prep. c), other large geophagines 27–34 (Gosse, 1971, 1976), *Apistogrammoides pucallpaensis* 24. The vertebrae number is probably related to the maximum size of the species.

A large embedded pseudobranch is present in both *Apistogramma* and *Apistogrammoides*, and probably all other cichlids. Diagnoses of the family commonly note its absence (e.g. Günther, 1862). The cichlid pseudobranch was discovered and described in detail for *Sarotherodon mossambicus* (Peters) by Menon (1966).

The first hyobranchial in *A. steindachneri* and *A. agassizii* is long, straight, narrowest on middle, and at 90° angle to the basihyal, not short and angled as in *Crenicichla multispinosa* Pellegrin, 1903 (Vandewalle, 1971: Fig. 19), or short and broad as in *Cichlasoma bimaculatum* and *Nannacara* sp.

Günther (1862) gives a variation of four to five branchiostegal rays in cichlids; in *Apistogramma* and all other available cichlids there are five.

Colour pattern

The genus might be recognized on the structure of the colour pattern alone, and it is very important in species level taxonomy. The ground colour of preserved specimens is usually more or less yellowish, the pattern made up of brownish to black markings, in live specimens the ground colour is whitish to yellowish, the markings predominantly brownish or black, but in part also iridescent, red, blue, yellow or maroon at least in males. Only preserved material will be considered here though. There is obviously always a sexual dimorphism in colouration in live specimens, but such is not always found in preserved material. Below is given a description of the dark markings. Terms italicized are nominal definitions, and used in the species descriptions for brevity. All markings listed are not found all together in any species, and there are markings typical to particular species.

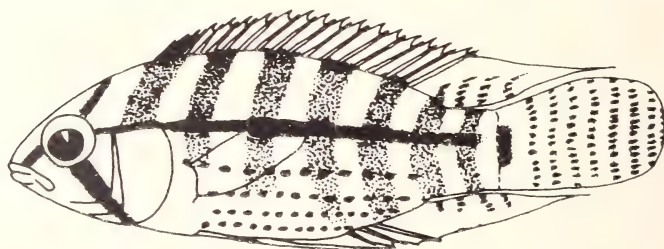


Fig. 7. Dark markings in colour pattern of *Apistogramma*. Shown is a lateral band, crossed by 7 fainter bars, a lateral spot, a rectangular caudal spot, 4 dotted abdominal stripes, a pectoral spot, pre-, super-, and suborbital stripes, dark anterior dorsal fin membranes, caudal fin stripes, and 4 terminal spot-stripes in the dorsal and anal fins.

The *bars* occur chiefly in deep-bodied species, and are usually faint, restricted to the dorsum or lateral band pigment intensifications. In many elongate species the adults do not show the bars, but they are present in the young of all species. The bars number seven, and extend from the dorsal contour of the flanks (Bars 1—6) or across the caudal peduncle (Bar 7). Numbering proceeds caudally from the first bar above the operculum (superopercular bar). The position is shown in Fig. 7. The anterior five bars run obliquely forwards to about the body axis or below, the two posteriormost are usually relatively vertical. As a rule the bars are not contrasting, and the edges are never sharp. Very often they are vague, particularly the two anteriormost. Intensification of the pigmentation occurs close to the dorsal fin base, along the lateral line, or, less commonly, below the lateral band. This intensification may assume the shape of more or less well-defined spots. The dark contrasting back of many elongate species, like *A. agassizii* and *A. trifasciata*, probably developed from bar spots confluency.

Continuing the postorbital stripe to the caudal fin base or before, is a *lateral band* of no greater width than $1\frac{1}{2}$ scale. It usually ends above the lower lateral line. In the *borellii* group species it is reduced to the posterior part of the body. When bars are present, the band may be spotty, is at least not as contrasting and prominent as it is in not barred specimens/species.

The *lateral spot* is formed by an intensification of the middle portion, on the lateral band, of the third bar. It may be rounded, rectangular, deeper than the band, extended to the dorsal fin, or absent. It is sometimes preceded by a smaller spot in Bar 2.

The head stripes are: (1) a *superorbital stripe* which may be absent or reduced to a spot, when complete extended from the orbit to the occiput, (2) a *suborbital stripe*, which continues the superorbital stripe below the orbit to at most the borders of sub- and interoperculum, (3) a *preorbital stripe* between the anterior orbital rim and the upper lip, never wanting, (4) a *postorbital stripe* which continues the preorbital stripe behind the orbit, across the superiormost edge of the gill-cover, absent at least in the *borellii* group species.

The *pectoral spot* is a small spot superiorly on the unexposed side of the pectoral axilla, part of which can be observed on the superior edge close to the base. In few species there is a corresponding spot basally on the inferior edge. Often absent.

The *abdominal (side) stripes* are composed of more or less confluent scale dots on varying numbers of horizontal scale series below the lateral band, from about the pectoral axilla to the caudal or anal fin base. In *A. cacatuoides* males they are, characteristically, zigzag-lines.

The *midventral stripe* is in many species present only in the females, or is at least best developed in females. It runs along the middle of the abdomen from the vent or anal fin origin to the ventral fin bases or is shorter. In the *macmasteri* group it is continued in advance of the ventral fins in the shape of a *chest blotch*.

Other, more species characteristic markings include interorbital frontal stripe in *A. personata*, the oblique abdominal stripe in *A. trifasciata*, and the abdominal side blotches in *A. personata*.

The fins also have their characteristic markings, but as in the case of the fin shapes, they are much more varied. The *caudal spot* is a generally roundish to quadratic spot on the bases of the middle caudal fin rays (scaled part). In a few species it is extended narrowly upwards and downwards. When absent, the caudal spot is generally replaced by a continuation of the lateral band, not so strongly pigmented, and this is probably a secondary development of the spot. The caudal spot is not ocellated; the only ocellus-like spot encountered is a very small pale spot in the upper caudal fin lobe in males of *A. cacatuoides*. In many species the caudal fin is spotted and usually vertical caudal stripes are formed. The caudal fin in young of these species may be immaculate though. In adult *A. agassizii* males a very special marking is formed out of the spotting, and no species have identical type of caudal striping. Dark anterior two dorsal fin inter-radial membranes is a characteristic of many species. *Terminal spot-stripes* in the dorsal and anal fins are one to four (rarely more) stripes formed by interradiial spots on the terminal part of the soft dorsal and anal fins. Absent in some species. In several species the bars are set off as spots basally on the dorsal fin. Frequently is encountered also basal interradiial dots continued as streaks along the dorsal spines. This pattern does not show in poorly preserved or only slightly discolored specimens. The darkening of the ventral fin spine and the outer ventral fin membranes is frequently limited to females, should at least be expected to be more intensely pigmented in females.

Brooding females generally have a rather uniform yellow colour and contrasting black markings, not necessarily all those present in the non-brooding fish. *A. "reitzigi"* young identify their mother as a yellow fish, but *A. cacatuoides* young are attracted by the black/yellow contrast (Kuenzer, 1962 a, b).

Characteristic of the genus are above all the 7 bars and their positions, and the midventral stripe, to a great extent also the lateral band position, and the abdominal stripes, to some extent the head stripes, the position of the caudal spot, the absence of an ocellus, and the lateral spot and its position.

Distribution, ecology, ethology

Precise localities are not yet known for all species, but those of more or less unknown distribution at least can be expected to be found in certain drainage basins (*A. gibbiceps* Amazonian; *A. pleurotaenia* and *A. aequipinnis* Paraguayan). More of an obstacle to a serious discussion of geographical distribution is the very few localities known for many species, making them seem more restricted than they may be. But a few have been collected twice in the same area; no less than 18 species are known from one lot or specimen only.

The genus is strictly South American, restricted to the tropical regions, and only east of the Andes and the Colombian Cordillera, but not south of the Río Paraguay or in eastern Brazil. Comparing with *Geophagus*, one finds in this genus endemic species west of the Colombian Cordillera and a SE Brazilian species (Gosse, 1976); *Crenicichla* also has expanded its range eastwards, and southwards to the Río Negro (Argentina) (Pozzi, 1945), northwards to Trinidad (Boeseman, 1960); *Aequidens* is probably a composite, but as it is presently viewed it has a wide range covering southern Central America (Miller, 1976), the pacific slope of South America to about Lima (Peru) (Lüling, 1973a), the Amazonas, Orinoco, Paraguay-Paraná basins, Guyana, and probably parts of eastern Brazil; *Cichlasoma* is found everywhere where South American cichlids are found, but not so far south as *Crenicichla*, and reaches Texas by Central America, and also has endemic species on Cuba and Haïti; *Chaetobranchius* is found in the Guyanas, the Amazonas basin, and the upper R. Paraguay basin. These are the genera that have a wide distribution. The others are restricted to the northern parts of South America, or to the Paraguay-Paraná basin (*Gymnogeophagus*; Gosse, 1976), none west of the Orinoco basin or in eastern Brazil. If *Batrachops* be considered a separate genus it has nevertheless about the same distribution as *Crenicichla*.

Apistogramma are recorded from the following river systems: Ucayali, Napo, Amazonas (Peru and Brazil), Içá, Javari (Yavari), Solimões, Juruá, Purus, Madeira, Mamoré, Guaporé (Itenez), Negro, Branco, Tapajós, Capim, Caeté, Apeu, Parnaíba, Meta, Portuguesa, Vichada, Inírida, Paraguai (Paraguay), Essequibo, Coppename, Gran Rio, Oyapock.

They are not (yet) collected in the Marañon, Huallaga, Tigre, Pastaza, Caquetá (Japura), Ortón, Tambopata, San Miguel, Beni, Aripuana, Xingú, Araguaia, Tocantins, Paraná, rivers east of R. Parnaíba south to R. Paraná, Pilcomayo, Maroni, Itany, Camopi, and Courantyne (Corantijn) systems.

The greater number of species (23) is found in the Amazonas basin, but there is a marked endemism within and outside this basin. All Orinoco species are endemic as well as most Paraguayan and all Atlantic coast species. Within the Amazonas basin, R. Uaupés, R. Branco, R. Madeira, and the upper R. Juruá have species not yet found elsewhere. There appears also to be a shift of species in the upper R. Solimões, *A. agassizii* leaving, and at least *A. cacatuoides* and *A. bitaeniata* replacing upstreams.

Endemism is found where it should be expected, and wide distribution as well. Only one species, *A. trifasciata*, is found in two separate river systems (R. Paraguay and R. Guaporé). The most widely distributed species is otherwise *A. agassizii* (from about Santarem to about Leticia, on both sides near the R. Amazonas). Three other species are found on both sides of the R. Amazonas, all near the mainstream: *A. regani* (near Manaus), *A. pertensis* (Manacapuru to Santarem), and *A. geophya* (Arquipélago das Anavilhanas and Santarem area).

Species groups are not all endemic, but the distribution of each is chiefly in a particular basin. There are three cases of vicariance pattern. *A. iniridae* of the

pertensis group is found so far in the Orinoco basin (R. Inírida system). *A. ortmani* of the *regani* group is endemic to the Essequibo system (Guyana). *A. luelingi* of the R. Chapare (Bolivian Amazonas) is of the Paraguayan *commbrae* group. *A. caetei* and *A. piauiensis* of the *regani* group are found in Atlantic coast rivers only.

Very little is known about the ecology of *Apistogramma* species. The scant data may be found in Klee (1965), Knöppel (1970), Kullander (1976; in prep. a), Lüling (1969a, b; 1973b), and Marlier (1965, 1967).

The fish communities in which *Apistogramma* species occur are quite varied, and their role cannot be unambiguously interpreted. Principally they appear to be carnivorous, feeding on small invertebrates (cf. Knöppel, 1970; Marlier, 1967; pers. obs.), but probably there is variation between the species. There are no profound differences in mouth shape or jaw dentition between sympatric species. Principally also, they are inhabitants of creeks and small pools, often temporary; only *A. regani* may be a lacustrine species in Lago Redondo, where it may be an element in the floating meadow fauna, as appear to be *Apistogramma* spp. in the Venezuelan Llanos (Mago, 1970). Possibly they are adapted to oxygen depletion (cf. Klee, 1965). Most species are found in rain forest regions, but several also in savannah (the Llanos, Guyana), perhaps in swamps (Paraguay basin), one even in a relatively arid region (R. Parnaíba). The water conditions at most places of collecting are unknown, but data available is from white, clear and black water. The breeding season appears to cover the dry periods and possibly part of the rainy, but this conjecture is based almost solely on estimates of the ages of juveniles, and breeding specimens or eggs have never been observed in nature.

Through aquarium literature and scant ethological studies (Burchard, 1965; Butz & Kuenzer, 1957; Kuenzer, 1962a, b; Wickler, 1966; Meinken, 1960a), we know a little, but far from sufficiently about the reproductive behaviour of some *Apistogramma* species.

In summary, it seems that *Apistogramma* species are rather more sex dimorphic than most other South American cichlids. Males generally have larger fins, more colours and greater size; females are quite small, and rather inconspicuously coloured. The male characters obviously are important in the intraspecific territorial aggression, for imposing on other males (cf. Burchard, 1965). The female colouration and size seems adapted to cryptic behaviour, and may have been developed in response to predation. It appears as if generally the female alone cares for eggs and young, but there are aquarium observations of biparental brooding. Nevertheless a definite pair-bond seems never to have been established, and male brooding appears rather to be female behaviour than a normal male activity. It has been suggested many times that these fishes are polygamous (polygynous), but never clearly demonstrated. The eggs (up to c. 200), are laid on a substrate, usually in some concealed place. The small size of the female allows the hiding-place to be quite small, and since it probably makes the brood protection easier, her size is compensated for in the defence against brood predators (it is nevertheless well known that a brooding female is capable of chasing away fishes of much

larger size than herself). Hiding away means less foraging time though, and there must be an evolution towards smaller sizes, unless there has been an improvement in the ability to capture and digest food. There are large gaps in our knowledge about behaviour and life-histories of *Apistogramma* species, and these subjects should prove most rewarding fields for deeper study, important also to the explanation of the evolution of the genus.

Relationships

For two reasons particularly, this is not the time and place to discuss at length the relationships and the evolution of the genus *Apistogramma*. (1) Our knowledge of the osteology, general morphology, and adaptations of American cichlids is still much too incomplete, and although much taxonomical work has been done in later years large groups are still very unsatisfactorily known in this respect. (2) The data available on *Apistogramma* is of a rather taxonomical nature, and the characters studied are for the most part not very helpful in a study of phylogeny. Nevertheless it should be possible to point out probable closely related genera, to give a sketch of the intrageneric relationships, and to discuss probable evolutionary tendencies.

Apistogramma is no doubt related to *Geophagus* and similar genera of Neotropical cichlids. The particular relationships within this group of genera (the geophagines), characterized best by the epibranchial lobe, cannot in most instances be clearly demonstrated at present. Of several genera our knowledge is too incomplete even to permit conjectures. It cannot be explained yet either the relationships of the geophagines with other cichlids. The genera concerned are:

Geophagus, with 10 species, *Biotodoma*, with two species, *Gymnogeophagus*, with four species, all three genera revised by Gosse (1976), *Retroculus*, with three species, revised by Gosse (1971), *Papiliochromis*, with one species, *P. ramirezi*, described by Kullander (1977; in prep. c), and two less well known groups of species: *Acarichthys* with two species, of which *A. heckelii* was described by Eigenmann (1912), and as *Acara subocularis* by Regan (1905b), and as *Geophagus thayeri* by Steindachner (1875), *A. geayi* by Pellegrin (1902b; 1904) and Regan (1905a). "*Crenicara*" *altispinosa* Haseman (1911c) was placed with the geophagines by Kullander (in prep. b). Knowledge of this species is limited to data given by Haseman. It probably represents a new genus.

These 6 genera may be referred to as larger geophagines. By this term is implied a moderate to large size, but they should also be known by a higher number of vertebrae, pectoral fin rays, and gill-rakers, generally present C4 teeth, and absence of rakers on the lower pharyngeal tooth-plate. Some species are mouth-brooders, but all appear to spawn rather openly, and with the exception of the maternal mouthbrooder *Geophagus steindachneri* Eigenmann & Hildebrand, 1910, they are as far as known biparental and relatively isomorph.

Apistogrammoides comprises only the small *A. pucallpaensis* from the Peruvian Amazonas. The original description (Meinken, 1965a) contains several errors. There is in fact an epibranchial lobe, and the anal fin spine number varies from 7 to 8 in wild material. The colour pattern is slightly different from that of *Apistogramma*, the scales closest to the dorsal and anal fins cover the fin bases, the scales between the principal lateral lines in the caudal peduncle region are pored, and the ceratobranchial rakers not so reduced as in *Apistogramma*. Obviously closer to *Apistogramma* than any other genus.

Biotoecus opercularis (Steindachner, 1875) has not been redescribed since the original description on specimens from the central Amazonas basin in Brazil, but at least a similar species was figured from the R. Negro drainage by Axelrod (1976), and Central Venezuela by Fernández-Yépez (1969: "*Taeniacara* sp."). *Taeniacara candidi* is known from the original description (Myers, 1935), and that of *Apistogramma weisei* (Ahl, 1936a). The males of the latter type-series is said to have produced dorsal fin lappets. Myers associated the type-species with *Nannacara*.

Apistogramma, *Apistogrammoides*, *Biotoecus*, and *Taeniacara* form a possibly heterogeneous group of rather small fishes, difficult to delimit because of insufficient data for the latter two genera. *Apistogramma* and *Apistogrammoides*, however, have pharyngeal tooth-plate rakers and lack C4 teeth. They are maternal concealment brooders, and sexually dimorphic (reproductive behaviour of *Apistogrammoides pucallpaensis* described by Schmettkamp, 1977). The best character may be the more or less rounded primary caudal fin shape. In larger geophagines the caudal fin is truncate or slightly emarginate.

It is difficult to find more characters than the lobe uniting the geophagine genera; 2, maybe 3 species are aberrant also in this respect. A black spot anteriorly in the dorsal fin is found in *Apistogramma*, *Acarichthys*, *Papiliochromis*, *Biotoecus*, and *Apistogrammoides*. A black stripe through the eye (sub- and superorbital stripes) is more common, but is also found in non-geophagine genera. Most species have three anal spines, only *Apistogrammoides* having 7–9, *Apistogramma luelingi* normally four, individuals of *Apistogramma* spp. four, six, or even two, and individuals of *Papiliochromis ramirezi* four (D.C. Hicks, pers. comm.). Except for the smaller geophagines, the caudal fin is truncate to emarginate, and in at least *Apistogramma*, *Papiliochromis*, and *Geophagus* the lateral line is continued on the caudal fin. *Papiliochromis* and *Apistogramma*, probably also "*Crenicara*" *altispinosa* have serrated preoperculum. No species is known to be a piscivore.

Haseman (1911b) separated the lobed genera of cichlids and called the group the Geophaginae. Considering them a subfamily we would have a very heterogeneous "Cichlinae" besides, and I believe there is no gain in attempting to distinguish subfamilies among cichlids with present knowledge only. Cichocki (1977a) considered a subtribe Geophagi including at least *Biotodoma*, *Apistogramma* and *Geophagus*, but gave no details. He also considered (1977b) *Biotoecus*, *Acaronia*, and *Chaetobranchius* to represent the sister group of other American cichlids, excluding *Crenicichla* and *Cichla*, but used evidently numerical taxonomy.

Regan (1906b) tried to show the evolution of the Neotropical cichlids with a dendrogram (Fig. 8, this paper), the interpretation of which is not unambiguous. A similar, but less precise and less intelligible was submitted by A. de Miranda Ribeiro (1915). A failure of both of these dendrograms is that the American cichlids are viewed as having a common ancestor. It appears more likely that there are distinct lineages.

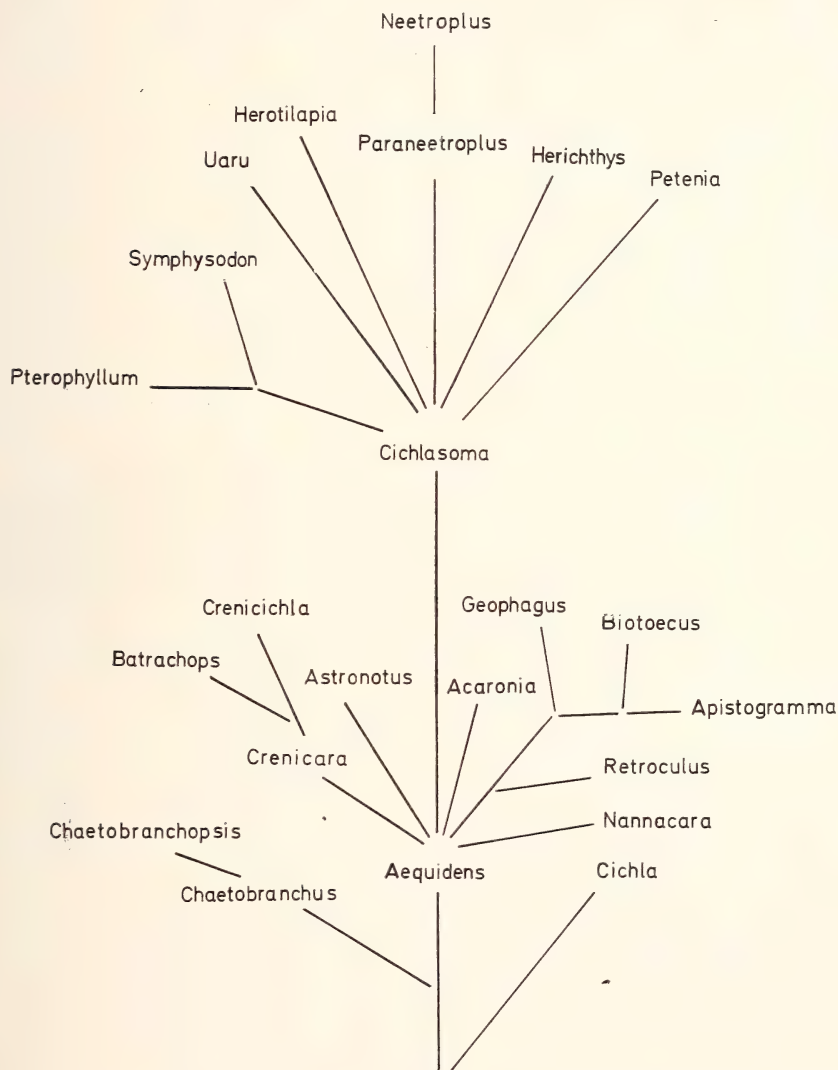


Fig. 8. The evolution of the American cichlids. From Regan (1906b); redrawn, slightly modified, modern names employed.

Nannacara Regan, 1905, with four nominal species is a non-geophagine genus very similar to *Apistogramma* in several respects. A *Nannacara* species examined (called *N. anomala* by aquarists) is a sexually dimorphic, small, maternal concealment substrate brooder. The type-species of the genus, *N. anomala* Regan, 1905, is known from Guyana (Regan, 1905a; Eigenmann, 1912), and Surinam (Boeseman, 1952; 1954; 1956). *N. taenia* Regan, 1912, from Manaus is probably a junior synonym and the locality incorrect. *N. bimaculata* Eigenmann, 1912, from Guyana is obviously a distinct species, but never redescribed. *N. hoehnei* A. de Miranda Ribeiro, 1918, from the R. Araguaia system is probably rather an *Aequidens* species.

Examination of aquarium material of the species called *N. anomala* by aquarists suggests that the similarity with *Apistogramma* is rather superficial, and that *Nannacara* may rather be related to *Aequidens*, as suggested by Regan (1906b), in particular then with *Ae. curviceps* Ahl, 1924 and *Ae. dorsiger* (Heckel, 1840). The *Nannacara* sp. has one supraneural, three anal fin spines, no rakers on the lower pharyngeal tooth-plate, no C4 teeth, short and broad first hyobranchial, maxilla concealed, small terminal mouth, scales next to posterior half of spinous dorsal fin, anal fin and soft dorsal fin covering fin bases with their distal parts, 14 principal caudal rays, scaled preoperculum, entire preoperculum edge, cycloid or weakly ctenoid predorsal and preventral scales, 5–7 ceratobranchial rakers, and no epibranchial lobe.

The only character linking *Nannacara* especially with *Aequidens* may be the scaled preoperculum, found also in *Ae. dorsiger*-like species and in *Ae. maronii* (Steindachner, 1882). However, the preoperculum is scaled also in *Pterophyllum scalare* (Lichtenstein, 1823), and this character may be unreliable. A definitive autapomorphy of *Nannacara* is the caudal fin ray number, lower than in any other cichlid known to me. Whatever the relationships of *Nannacara* may be, they appear definitely not to be with *Apistogramma*.

Within the genus *Apistogramma* may be distinguished a few groups of species more similar to each other than to other species, but the relationships of several species are still obscure. Meinken (1962) attempted to distinguish groups of species characterized by different eye diameter / snout length proportions and various shapes of dorsal and anal fins in males. Goldstein (1970) believed the system to be artificial, but it is apparent from Meinken's other papers that he considered his species groups to be natural. The very artificial character states he uses, and the absence of any considerations about the evolution, make the groups recognized appear rather arbitrary, however, and the different characters used here do not produce the same result. It should also be noted that Meinken attributes several species with characters that they certainly do not have. Species groups here recognized are:

The *regani* group: Possibly heterogeneous (symplesiomorphic characters). Bars, lateral band, head stripes, anterior dorsal fin spot present, but no chest blotch or lateral spot. 3–4 series of jaw teeth. No dorsal or caudal fin sex dimorphism. Lower

lateral line with canals. Comparatively deep body. 1—4 gill-rakers generally. Species: *A. moae*, *A. regani*, *A. geisleri*, *A. caetei*, *A. ortmanni*, probably *A. piauiensis*.

The *macmasteri* group: Perhaps the most homogeneous group. All species in the Orinoco basin. An exclusive character is the dark blotch on the chest in females. Moderately deep body. Bars present; usually lateral band of spots; head stripes and dark anterior dorsal fin. 3 series of jaw teeth. Dorsal fin with produced lappets in males, but caudal fin rounded. Lower lateral line with canals. 1—4 gill-rakers. Species: *A. macmasteri*, *A. viejita*, *A. hongsloui*, probably *A. hoignei* (males unknown).

The *commbrae* group: The Paraguayan counterpart to the *regani* group. These species do not have as few ceratobranchial rakers as the *borellii* group species, but the lateral line is typically without canals. Moderately deep body. Bars and lateral band present, but lateral spot only in *A. luelingi*; head striping reduced in *A. pleurotaenia*; dorsal fin anterior membranes dark, no chest blotch. No dorsal or caudal fin sex dimorphism known. Lower lateral line without or with few canals. 1—3 gill-rakers. Species: *A. commbrae*, *A. pleurotaenia*, *A. sp. nov.* (Cáceres), probably *A. luelingi*.

The *borellii* group: These species appear to have virtually identical colour pattern, and differ but slightly. Wild material is available only of *A. borellii*. The absence of gill-rakers and the reduced lateral band are typical characteristics. The body is rather deep. Bars present in *A. borellii* at least, lateral band only posteriorly on flank (complete in *A. rondoni*?), lateral spot only in females, postorbital head stripe absent, dorsal fin dark anteriorly, no chest blotch. 3 series of jaw teeth. Unpaired fins larger in males. Lower lateral line typically without canals. No gill-rakers. Species: *A. borellii*, *A. rondoni*, *A. aequipinnis*.

The *agassizii* group: Elongate species without or with very faint bars, lateral band, and lateral spot. More or less complete head stripes. Dorsal fin dark anteriorly. Chest blotch not present. 3 series of jaw teeth. Dorsal fin with or without produced lappets in males; caudal fin with a middle prolongation or a streamer in each lobe. Lower lateral line with canals. Up to 4 gill-rakers. Species: *A. agassizii*, *A. bitaeniata*, *A. elizabethae*.

The *gibbiceps* group: Moderately elongate. Bars principally expressed in ventral flank spots. Lateral band present, lateral spot present or absent, head striping reduced, dorsal fin anterior membranes not distinctly darkened, no chest blotch. 2—3 series of jaw teeth. Dorsal fin with or without produced lappets, caudal fin with a prolongation in each lobe in males. Lower lateral line with canals. 1—3 gill-rakers. Species: *A. personata*, *A. gibbiceps*.

The *pertensis* group: Of the elongate species perhaps the best defined group. Males of three species have at least posterior dorsal fin lappets united beyond spine tips, and the preventral scaling is more or less reduced anteriorly. Caudal fin shape rounded to lanceolate in males. Bars may be traced but are not part of the colour pattern. Lateral band and lateral spot present, head striping incomplete,

no dark spot anteriorly in the dorsal fin, and no chest blotch. 2, rarely 3 jaw teeth series. Lower lateral line with canals. 1—5 gill-rakers. Species: *A. pertensis*, *A. iniridae*, *A. meinkenii*, *A. uaupesi*, *A. gephyra*, *A. pulchra*.

Of the remainder at least two species are very distinct, *A. cacatuoides*, and *A. steindachneri*, the latter with a complete set of the markings listed above, but no chest blotch, 2—3 jaw teeth series, two caudal fin elongations in males, lower lateral line canals, 1—5 gill-rakers, and relatively deep body shape. Each may be regarded as a monospecific species group. *A. taeniata* has its typical body shape, and thus seems also quite distinct. The undescribed Oyapock species resembles the *regani* group species, but may prove to be distinct. Of *A. parva*, *A. amoena*, and *A. sweglesi* nothing can be said about relationships for the moment. *A. trifasciata* and *A. roraimae* may possibly prove to be related in some way to the *pertensis* group. The relationships of *A. brevis* are very obscure.

Bars are found in young of species in which adults lack them, and the presence in adults seems also to be correlated with more teeth-series, deep body, and unmodified fin shape, to some extent at least. The evolution appears to be towards a loss of the bars, more elongate body shape and increased sexual dimorphism. The head stripes are reduced in number and intensity in several species and that character state is probably secondary, like the loss of the dark pigmentation of the anteriormost dorsal fin membranes. A lateral spot on the other hand seems to be a derived character. The produced dorsal fin lappets in males of many species have probably been evolved several times, and are also found in two other genera of cichlids, viz. *Taeniacara* (males) and *Papiliochromis* (both sexes). Caudal fin streamers are more common in the family, found also in African cichlids, and probably also not necessary indicating relationship. It appears natural, however, to regard fin shape modifications as derived character states. The teeth series tend to become fewer, but the dentition is probably correlated with feeding and the change would then reflect a change in diet. Gill-raker number and lateral line development may rather be a subject to latitudinal variation, being more reduced in southern regions. The naked throat is obviously a secondary condition.

4. SPECIES DESCRIPTIONS

Methods

Selection of species

The 18 species described below represent the *Apistogramma* species of the Amazonas basin in Peru and Brazil, with the addition of two species from the R. Apeu, Caeté, and Parnaíba, draining into the Atlantic south of the R. Amazonas. With descriptions of *A. amoena*, *A. taeniata*, *A. sweglesi*, *A. parva*, *A. luelingi*, and *A. trifasciata*, a revision of the Amazon basin species would have been complete, but since *A. luelingi* was so recently described, and material is insufficient or lacking of the remainder, their exclusion is motivated, unfortunately. Notes

on the four first mentioned are given in the section "Supplementary descriptions", however. A revision of the Orinocoan species has already been prepared, and one on the Guyanas species is planned, appearing elsewhere.

Measurements and counts

The methods employed in this study in general do not depart from those already in use for cichlids (described by Hubbs & Lagler, 1949; Thys, 1964; Gosse, 1976; and others), but it appears desirable to give as precise descriptions as possible, and in this connection also to comment upon some of the methods of other students of *Apistogramma* and cichlids in general, as far as these are known. The survey of methods is not, and is not intended to be a complete inventory, but should provide a general survey of the subject matter.

Although traditionally of great importance in cichlid taxonomy, clarification of the methods employed for obtaining counts and measurements has never been the subject of deeper attention of students of Neotropical cichlids. But a few have published unambiguous explanations of their methods, mostly as remarks in descriptions of specimens. It is obvious, however, that different methods have been in use, or rather several variants of the same methods, despite the fact that most workers freely compare their data with those of others. Aside from these differences, there is some variation in accuracy, partly due to discrepancy between method indicated or intended, and actual practice. An example is the standard length measurement, taken by some workers to the end of the caudal fin scaling. In this section will be discussed only different methods, however, and only those kinds of measurements and counts that have been used in the present study.

Besides those mentioned above, the following papers contain descriptions of particular measurements or counts that are of value to the understanding of previously employed methods on *Apistogramma* and related genera: Pellegrin (1904), Regan (1905c: *Cichlasoma*), Fowler (1913, 1944b: *Crenicara*, *Geophagus*), Myers (1935: *Taeniacara*), Trewavas (1935, 1964, 1974: Afrotropical cichlids), Myers & Harry (1948: *Papiliochromis*), Fryer (1956: Afrotropical cichlids), Mattes & Trewavas (1960: *Petrochromis*, Afrotropical), Ovchynnyk (1971: Ecuadorian fishes), Eccles (1973: Afrotropical cichlids), Miller (1974: *Cichlasoma*), Bussing & Martin (1975: *Cichlasoma*), and Kullander (1976: *Apistogramma*). Some of the papers by Meinken give indications about the methods he used, but comments on them should be looked for in the redescriptions of his species.

Measurements

Measurements were obtained with a vernier calliper reading to 0.1 mm. Perfect bilateral symmetry was assumed, but as far as possible measurements were made on the right side. That is contrary to the common. To avoid errors caused by fluid between specimen and calliper tip, the specimen was allowed a minimum of superficial dryness. Otherwise no particular precaution against errors was taken, except that good lighting was always present.

SL (Standard length). The length of the specimen from the caudal fin base (end of hypural plate) on vertical level of the lower lateral line to the tip of the snout including the upper lip.

Remarks: The posterior point, between the articulations of the middle caudal rays, may be determined by bending the fin towards one. The crease representing the caudal fin base may be obscured by the last body scales. The line measured is usually not parallel with the body axis. Different instruments give about identical measurements. The definition given here agrees with that of Hubbs & Lagler (1949), but Thys (1964) included the lower jaw. Some workers include the proximal or all caudal scales in their "standard length", but not consistently. Other terms in use are "skeletal length", "body length" ("Körperlänge"), and "sine caudale" ("s.c.", e.g. in Rendahl, 1937), none of which has advantage over the term here, and usually, employed. The abbreviation SL should be generally recognized, although it is often written "S.L.".

TL (Total length). The length of the specimen from the tip of the longer middle caudal ray (8th or 9th) to the tip of the snout including the upper lip.

Remarks: This TL equals "Fork length" of fishery biologists, except that a projecting lower jaw is not included. This standard for total length measurements in cichlids was explicitly introduced by Pellegrin (1904) in a somewhat different form, but obviously not invented by him (cf. Boulenger, 1895b). Thys (1964), and probably others, measure the total length of fishery biologists, i.e. from the tip of the snout to the end of the folded caudal fin. The "length" stated by earlier authors, frequently refers to total length, but not always. The abbreviation TL is suggested as a convenient analogue of "SL", but is not extensively used in this paper. The TL is of doubtful value for calculations as the caudal fin is frequently injured or bent in museum specimens, and it may be difficult to establish when it is intact. Record of TL maxima may be of some interest though.

Head length. The linear length of the head from a vertical through the posteriormost point of the osseous gill-cover to a vertical through the tip of the snout including the upper lip, on level of the posterior point.

Remarks: The line measured is parallel with the body axis. The measurement is obtained by use of a small measuring board: the head of the specimen is touched against the block which provides the "snout tip point". A similar method was described by Eccles (1973) for some African cichlids, but it seems that the "head length" is usually taken as the greatest length of the head, i.e. the distance between the anteriormost point of the upper lip and the posterodorsal point of the gill-cover. Some workers obviously included the opercular membrane (cf. Hubbs & Lagler, 1949).

Head depth. The depth of the head behind the orbit, measured between the ventral and dorsal median lines.

Remarks: This is no very precise measurement, lowered branchiostegal membrane and/or raised gill-cover contributing to variation. The description given here agrees with that of Hubbs & Lagler (1949), except that they take the dorsal point "at the occiput". Thys (1964) measured "entre le point le plus bas du bord operculaire et le bord supérieur de la tête à ce niveau".

Head width. The width of the head just behind the orbit on level of its center.

Remark: The repeatability is relatively good, what cannot be said of the measurement described by Hubbs & Lagler (1949) that includes the gill-cover. That of Thys (1964) is obviously similar, aimed at the maximum width on the standard length line.

Body depth. The depth of the specimen measured from the ventral median line just anterior to the ventral fins, vertically to approximately the dorsal median line (as close as possible to the dorsal fin base).

Remark: In *Apistogramma* this measurement gives the "greatest depth" implied in the descriptions given by other workers (e.g. Hubbs & Lagler, 1949; Gosse, 1976).

Orbit diameter. The diameter of the orbit, parallel to the longitudinal body axis.

Remark: This measurement is obtained by pressing the calliper tips against the orbital rim. There is some uncertainty whether or not earlier workers on Neotropical cichlids measured between the skinny rims of the orbit. The common denotations for this measurement are "diameter of eye" or "eye diameter". The term used here was chosen as the most appropriate, although the measurement is probably not different. I have been unsuccessful in measuring the ocular diameter.

Snout length. The linear length of the snout from a vertical through the anteriormost point of the orbital rim to a vertical through the tip of the snout including the upper lip.

Remarks: In practice this measurement is obtained with the use of a block, as in the head length measurement. Methods previously used on *Apistogramma* are unknown to me. Probably this measurement was taken as the direct distance between the tip (anteromedian point) of the upper lip and the orbital rim. For Lake Malawi (Africa) cichlids Trewavas (1935) defined "Snout length" as "... from the vertical from the anterior edge of the eye to the *level* of the tip of the snout, along a line parallel to the longitudinal axis of the body." This measurement is obviously equivalent to that used here. Fryer (1956), working with the same group of cichlids, measured "the shortest distance between the anterior margin of the eye and the tip of the snout", and stated that "Such a measurement is more accurate and more repeatable than that obtained by the method formerly used by Dr. Trewavas and is indeed the method employed by her at present". Besides finding Fryer's description inexact, I disagree on the point of inaccuracy, because a measurement is not accurate only if the stated method is not employed, or the

instrument is not accurate or is misread. In my experience with small specimens, I find Fryer's method less satisfactory as to repeatability, but it certainly permits more rapid mensuration. Whichever method used, variation in the thickness of the snout is reflected in the variation of the snout length, but in opposite directions.

Cheek depth. The depth of the cheek along a line continuing the vertical diameter of the orbit, including the infraorbital, to the superior edge of the inferior limb of the preoperculum.

Remark: The cheek is here considered as the soft tissue between the orbit and preoperculum; the infraorbital is included merely for convenience in mensuration. Thys (1964) measured only the depth of the scaled part. The lower point may be difficult to locate in small specimens.

Interorbital width. The least distance between the bony orbital rims across the forehead.

Remark: Trewavas (1974) defined this measurement for African cichlids: "... the callipers are pressed against the skin so that this measurement is virtually that of the bony interorbital part of the roof of the skull." Other workers may have included the skinny rim of the orbit unmanipulated (cf. Matthes & Trewavas, 1960).

Preorbital depth. "The depth of the preorbital or lacrimal bone measured from the middle of its orbital edge along a line continuing the radius of the eye." (Trewavas, 1974: 333.)

Remarks. Trewavas' definition is precise and is accepted by most workers on cichlids that have published their methods (but cf. Matthes & Trewavas, 1960; Thys, 1964). Gosse's (1976) description of this measurement is only a shorter, less precise one. It is anticipated that "only" the bony part of the preorbital is measured (lacrimal bone + depressed skin). The traditional term has been preserved here, although "lacrimal depth" was used by Kullander (1976), reserving "lacrimal" for osteological terminology.

Dorsal base. The distance between the rostral base of the first dorsal fin spine, and the caudal base of the last dorsal fin ray.

Remark: Museum specimens are rarely perfectly straight and no attempt was made to straighten a "normal", less conspicuously curved, specimen. Strongly curved specimens were not used for this measurement.

Anal base. Analogous to the preceding measurement.

Remark: The repeatability was not found to be as good as could be desired, because both the anterior and the posterior points may be difficult to find.

CP depth (Caudal peduncle depth). The depth of the caudal peduncle measured over its approximate middle as decided from the dorsal edge, between opposite ventral and dorsal median edge points.

Remarks: Gosse (1976) defined his measurement as "hauteur minimum de ce pédoncule", and that is what is commonly measured on cichlids as well as other fishes. Actually, in many cichlids the peduncle is narrowest on the middle, in *Apistogramma* however, feebly decreasing in depth posteriorwards. This means that, employed on *Apistogramma* specimens, the regular method would equal "depth of caudal fin base". In measuring the middle depth one gains a "mean depth" that better describes the peduncle properties when length and depth are compared, and a measurement at the same longitudinal level as in other cichlids. The abbreviation "CP depth" is here introduced as time and space saving, relatively safe for misinterpretations.

Table 3. Variation in 30 morphometric and meristic characters. Data from wild material listed on p. 25. Measurements are per cent of SL, except "CP/CP" which is CP length as per cent of CP depth.

M e a s u r e m e n t s

Head length	27.9— 41.7
Head depth	22.0— 35.7
Head width	12.0— 20.9
Body depth	26.0— 43.5
Orbit diameter	9.4— 16.1
Snout length	3.6— 12.5
Cheek depth	3.0— 9.8
Interorbital width	4.8— 11.4
Preorbital depth	0.8— 4.9
Dorsal base	52.1— 66.4
Anal base	14.8— 26.6
CP depth	11.6— 20.7
CP length	7.8— 18.3
Last D spine	10.1— 24.1
Last A spine	11.5— 19.8
CP/CP	42.9—123.5

C o u n t s

Squ. long.	20—24
Ll ₁ (c)	0—18
Ll ₁ (cp)	0—19
Ll ₂ (c)	0— 8
Ll ₂ (cp)	0—10
Cheek scales	1— 6
Squ. op.	6—17
Squ. sop.	2— 9
Squ. iop.	1— 4
D spines	14—18
D _{tot}	20—25
A _{tot}	7—11
P	10—13
Rakers	0— 5

CP length (Caudal peduncle length). The distance between the last anal ray and the end of the caudal peduncle ventrally.

Remarks: The caudal peduncle of *Apistogramma* is characteristically narrowing posteriorwards, and its ventral edge longer than the dorsal. That means that the definitions of the caudal peduncle measurements have to be more precise than is customary. As regards the length, Gosse (1976) and Thys (1964) indicated that they measured the longest edge, what of course improves repeatability, and the longest edge is also the choice here. It is not known, however, if all authors have been aware of the differences in length between the dorsal and ventral edges, although it may not be as apparent in other cichlid genera as it is in *Apistogramma*. Regan (1905c) measured "from the level of the base of the last anal ray to the actual base of the middle caudal rays". Myers (1935) and Myers & Harry (1948) measured from the base of the last dorsal fin ray to the middle of the caudal fin base, Ovchynnyk (1971) similarly, but from the anal fin base, as also described by Hubbs & Lagler (1949).

Last D spine. The length of the last dorsal spine along its rostral edge.

Last A spine. Analogous to the preceding.

Remarks: Particularly in larger specimens, the last anal and dorsal spines may be curved apically, but this curvature was ignored. A fourth anal spine was considered to be no less the last than a last third. Eccles (1973) measured along the posterior border of a spine.

C o u n t s

Counts were obtained under a binocular microscope (magnification 6–50 x). The right side was preferred, but due to loss of scales or damaged pectoral fin, counting frequently had to be made on the left side. Lateral line counts were always made on both sides if possible, although only either is used in the tables, preferably the right side count.

The terminology of cichlid meristics is somewhat confused in the literature. The terms chosen were adopted as being brief or more accurately describing the very method. Some terms were invented in analogy with already existing abbreviations (e.g. "squ. caud.").

Not all counts were made on all specimens. Caudal peduncle scales, scales in a transverse series, and ventral fin rays were counted on arbitrarily selected sets of specimens in larger series, but on every individual in smaller series of specimens.

Squ. long. The number of scales in a longitudinal series from the last body scale forwards in the series above that including the lower lateral line.

Remarks: The last scale may cover the caudal fin base crease, but was included if judged to be chiefly a body scale. There is indeed a variety of modes in counting the "scales in a longitudinal series", or perhaps are the methods on this important count better documented than those on others. During the first part of the present study, several methods were tried simultaneously, but the one chosen was eventually found to give the least variation. In an earlier paper (Kullander, 1976), I presented the result of a method that is more restrictive in including ultimate anterior and posterior scales, but the one subsequently used alone has the advantage of giving less variation, is more direct than Trewavas' second alternative (below), and does not give rise to confusion about the last scale as Ahl's method does (below).

Pellegrin (1904) counted a series from the operculum to the caudal fin origin. That definition rather embraces the idea of the "squ. long." count as being a record of the number of scale series crossing the flanks. Regan (1905c) defined his count as being of the scales "from above the origin of the lateral line to the case of the caudal fin". Such a count is not possible on *Apistogramma*, but Bussing & Martin (1975) described a count that is, and is probably also that intended by Regan: from "first scale of row immediately below upper lateral line" to "end of hypural plate". Trewavas (1935; 1964) described two methods: (1) the scales "of the upper lateral line and backwards from its posterior end", and (2) the scales of the upper lateral line plus the scales of the lower lateral line from "the scale of the lower lateral line next behind the transverse row that includes the last scale of the upper lateral line and slopes downwards and forwards from it". The two methods obviously give the same count. The latter is that used by Regan, Steindachner, and Boulenger, according to Trewavas (1964), and has been adopted by Thys (1964), Miller (1974), and Gosse (1976). Ahl, according to Trewavas (1935), counted a longitudinal series including the lower lateral line. That is virtually the same method as that described by Myers (1935) and Hubbs & Lagler (1949). Myers & Harry (1948) counted "from the upper edge of the operculum to the base of the caudal". That method is obviously identical with that used for this study.

Scales in a transverse series. The number of scales in a series across the side from above the first anal fin spine forwards and upwards to the dorsal fin, the lateral line scale counted as separate.

Remarks: This count is fairly constant in the genus, and is not presented in tables or descriptions (see p. 30). The method was first described by Myers & Harry (1948). Pellegrin (1904) counted from the origin of the dorsal fin to the lateral line and from the lateral line in the same series to the abdomen. Regan (1905c), Thys (1964), and Miller (1974) employed Pellegrin's method. Hubbs & Lagler (1949) modified the count below the lateral line, counting from the origin of the anal fin upwards and forwards. Fowler (1913) counted the scales "between spinous dorsal origin and l.l.", "between rayed dorsal origin and l.l." and "obliquely back from anal origin to beginning of lower branch of l.l.". Later (1944b) he used a different method for the series above the upper lateral line: "below last dorsal spine base and upper section of lateral line". Myers (1935) counted "from anus to dorsal",

hardly different a method from that used in 1948. Gosse (1976) counted the series below the lateral line from before the anus upwards and backwards.

Ll (*lateral line scales*). $Ll_1(c)$ is the number of the canals in the upper lateral line; $Ll_1(cp)$ is the number of canals and pores in the upper lateral line; $Ll_2(c)$ is the number of canals in the lower lateral line; $Ll_2(cp)$ is the number of canals and pores in the lower lateral line.

Remarks: The lower line count does not include scales on the caudal fin, and subserial canals and pores are not included in the counts of the upper lateral line scales. Canals and pores are distinguished as different structures here, but not necessarily by other authors, or they may have included only canals, like Thys (1964).

Cheek scales. The number of longitudinal scale series crossing the cheek below the pupil.

Remark: This definition is virtually the same as that of Thys (1964), and Gosse (1976). A count of the entire set of cheek scale series may give a higher figure.

Squ. op. (*Operculum scales*). The total number of scales on operculum.

Squ. sop. (*Suboperculum scales*). The total number of scales on suboperculum.

Squ. iop. (*Interoperculum scales*). The total number of scales on interoperculum.

Squ. prd. (*Predorsal scales*). The approximate number of scales along the dorsal midline before the dorsal fin.

Squ. prv. (*Preventral scales*). The approximate number of scales along the ventral midline before the ventral fins.

Remarks: The irregularity of the predorsal scale arrangement, and the minuteness and deep embedment of the anteriormost preventral scales, make it difficult to obtain precise counts of the scales in these regions. Results are presented only in the descriptions.

Squ. caud. (*Caudal fin scales*). The number of scales in a longitudinal series behind the last scale in the lower lateral line on the body.

Remark: The series counted continues the lower lateral line series on the caudal fin. The counts are presented in the descriptions only.

Scales around the caudal peduncle. The number of longitudinal scale series on the caudal peduncle.

Remarks: There is no variation in this count in *Apistogramma*, and the results (16 scales) are not presented in descriptions or tables. The method described by

Hubbs & Lagler (1949), a count of the scales around the narrowest part of the peduncle, appears to be the commonly employed method, and it may, depending on the size of the specimen, give a count of one or two scales less than obtained by my method.

D. The number of spines (in capital roman numerals), and rays (in arabic numerals), of the dorsal fin, an ultimate unbranched ray counted as separate from the preceding (in small roman numerals).

D spines. The number of spines in the dorsal fin, in arabic numerals.

*D*_{tot}. The added numbers of spines and rays in the dorsal fin.

A. As for "D", but for the anal fin.

*A*_{tot}. As "D_{tot}", but for the anal fin.

Remarks: Unbranched rays in the beginning of soft dorsal and anal fins are treated as branched. "D.", "A.", and total counts are given in the descriptions, "D spines", and total counts in the tables. An unbranched ultimate ray is often considered as a part of the preceding ray by other authors.

P. The number of pectoral fin rays, not including the dorsal supporting ray.

Rakers. The number of gill-rakers on the external side of the first ceratobranchial.

Remarks: Pellegrin (1904) and Regan (according to Trewavas, 1935) counted the number of gill-rakers on the outer side of the inferior branch of the first gill-arch. As appearing from Trewavas' description of this count, Regan included in it the raker on the angle between the epi- and ceratobranchiale. Trewavas' (1935) method, excluding the angular raker unless definitely belonging to the lower limb, is widely accepted by cichlid taxonomists, and that raker, if present, is in *Apistogramma* specimens almost always to be considered as epibranchial and therefore not included in the counts given here.

Serrations. The maximum distinguishable number of projections (denticuli) along the free edge of the preoperculum.

Explanation of descriptions

Bibliography. The term bibliography is preferred before synonymy or chresonymy (as recommended by Rentz, 1973). When the material has not been reexamined and doubts exist as to its identity, an interrogation mark (?) precedes the reference. Misidentifications are indicated by a comma after the scientific name. "(pt)" means that the material reported contains other species. Aquarium literature has been avoided, but references of special interest or to photographs of live specimens may be found in the "Remarks".

Material lists. The material listed is that used for the descriptions. It should include wild specimens only (killed during capture or shortly afterwards, taken in their natural habitat). Import (taken from a natural habitat and kept and fed in aquarium) or aquarium specimens (raised from eggs in aquarium) studied, may be recorded after the principal material, for the record. Only of *A. gibbiceps*, no wild material has been available.

First is given the registration number of the lot, or specimen (in paranthesis a previous number if of interest), then for each sex (or sex indeterminable; distinguished by the shape of the genital papilla), the number of specimens and the SL for each. "Specimens" are non-typical specimens. The type locality initially given is quoted as appearing on the label or in the protolog, but in the material lists the localities are given in a condensed form: Country (Estado, Território, Departamento), the name of a city or recipient river, the actual place of collecting. Coordinates are either from map measurements, various sources (usually), or from Dr. J.-P. Gosse (IRSNB material). They are all approximate. After the name(s) of the collector(s) follow station or collection numbers (ECMCSA = Expedition of the Carnegie Museum to Central South America, 1907–1910; IMA 1962 or 1967 = IRSNB Mission Amazonie 1962 or 1967; VIT = Leg. T. Hongslo 1971; WLF = Leg. W. L. Fink 1976; only Sta. no. = Leg. G. Marlier 1963–1964).

Most of the material studied is preserved in ethanol, only the NRM material when studied preserved in phenoxetol.

Morphological descriptions. 64 specific characters were examined on all specimens available or at least a representative series from each lot. Many of these were found to be in the same state in all species and are described in the genus description, the remainder below. In addition was examined the oral dentition of a number of specimens of different sizes of each species. These data, with colouration and some counts form the descriptions, in which at first are given a subjective impression of the body and head shapes (elongate to deep). The predorsal contour is the profile outline of the head between dorsal fin and the upper lip; the preventral contour is the profile outline between the lower lip and the throat. Relative steepness and form of these contours are noted as well as those of the snout. The orbit position is noted in reference to the predorsal contour, the extension of the maxilla to a line downwards from the anterior rim of the orbit. The pectoral fin extension is noted as the position of the tip when the fin is adpressed to the side, parallel to the body axis, relative a vertical from the vent or an anal fin spine base. Unless otherwise stated, the teeth of the outer series are stronger than the adjacent inner; the size of the teeth in the outer series increases anteriorwards, and the length of this series is always extended to the jaw ends; the teeth recurvature is moderate. By "adult males" is meant males with developed secondary sexual characteristics; by "young" specimens of sizes below that at which differentiation occurs. Figures in parenthesis after fin counts give the number of specimens with the count immediately preceding.

Tables. Morphometric and meristic data are given for each species in Tabs. 3–21. They give all measurements except SL and TL, expressed as per cent of SL, CP length also as per cent of CP depth (CP/CP).

Colouration. The colouration was examined on specimens in a petri dish, filled with preservation fluid covering the fish, exposed to direct sunlight. It was noted the ground colour (usually some shade of yellowish), the colour and presence or absence, pigment intensity, and width, size or extension of the markings. The preorbital stripe is present in all species, and is not mentioned in the descriptions.

Size. The SL/TL for the largest specimen of each sex is given.

Abbreviations

AMNH	American Museum of Natural History, New York
ANSP	Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Philadelphia
BMNH	British Museum (Natural History), London
CAS	California Academy of Sciences, San Francisco
CM	Carnegie Museum, Pittsburgh
ECMCSA	Expedition of the Carnegie Museum to Central South America, 1907–1910
FMNH	Field Museum of Natural History, Chicago
IMA	IRSNB Mission Amazonie
IRSNB	Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Bruxelles
MCZ	Museum of Comparative Zoology, Cambridge (USA)
MNHN	Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris
NHMW	Naturhistorisches Museum, Wien
NRM	Naturhistoriska Riksmuséet, Stockholm
SMF	Senckenberg Museum, Frankfurt am Main
USNM	United States National Museum, Washington
WLF	leg. W. L. Fink
ZFMK	Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn
ZIMH	Zoologisches Institut und Museum, Universität Hamburg, Hamburg
ZMA	Zoölogisch Museum, Amsterdam
ZMB	Zoologisches Museum, Humboldt-Universität, Berlin
ZMK	Zoologisk Museum, København

Apistogramma moae **sp. nov.**

(Fig. 9)

Holotype. IRSNB (Types) 586 — ♂, 49.9 mm SL.

Type-locality. Igarapé São Salvador, affluent rive gauche du Rio Moa, Cruzeiro-do-Sul. État de Acre. Brésil. (7°38'S 72°36'W.)

Diagnosis. Head length 32.3–33.1 %, body depth 37.0–39.1 % of SL. CP length 72.0–72.2 % of CP depth. D. XV.7. A. III.7. Squ. long. 23. Rakers 2. Preoperculum entire. Dorsal fin without produced lappets. Caudal fin rounded. No true

lateral spot, no pectoral spot, abdominal stripes, or midventral stripe. Caudal spot present. Bars developed, not contrasting. No chest blotch. Dorsal fin dark anteriorly. Caudal fin almost immaculate, a few spots posterodorsally. (2 males, 46.5 and 49.9 mm SL.)

Etymology. *moae* for the rio Moá.



Fig. 9. Holotype of *Apistogramma moae*.

Material

Holotype. IRSNB (Types) 586 — ♂, 49.9 mm. Brasil (Acre), Cruzeiro do Sul, R. Moá left bank, Igarapé São Salvador (7°38'S 72°36'W). 1967.11.30. Leg. S.M. le roi Léopold de Belgique & J.-P. Gosse (IMA 1967: Sta. 187).

Paratype. IRSNB (Types) 587 — ♂, 46.5 mm. Same data as holotype.

Description

The material is in very fine condition.

Body moderately deep, rather heavy. Head moderately deep. Predorsal contour arched on occiput, about straight descending from above middle of orbit. Preventral contour somewhat less steep, almost straight. Snout broad, rounded, dorsal profile slightly steeper. Orbit subtangential. Tip of maxilla exposed, to anterior margin of orbit. Preoperculum entire.

Predorsal scales cycloid, laterally posteriorwards to vertical from vertical limb of preoperculum. Posterior cheek and opercular scales ctenoid. Squ. prd. 10; squ. prv. 12, 13. Upper lateral line with 2 terminal pores on both sides in holotype; 0–2 anterior pores in lower line; a caudal canal on both sides of both specimens. About $1/3$ of caudal fin scaled; squ. caud. 7; a few outer scales cycloid.

Dorsal spines increasing in length to last. Lappets long, pointed, but not produced. Soft part long, pointed, filamentous extension to end of caudal fin. Soft anal fin similar, slightly shorter. D. XV.7(2), A. III.7(2). Pectoral fin to anal fin origin. Ventral fin pointed; first ray slightly produced, to middle of soft anal fin base. Caudal fin rounded.

Table 4. Morphometry and meristics of *Apistogramma moae*. HT = Holotype; PT = Paratype; further explanations in Tab. 5.

	HT	PT
Measurements		
Head length	32.3	33.1
Head depth	30.1	29.9
Head width	15.4	16.1
Body depth	39.1	37.0
Orbit diameter	11.6	11.8
Snout length	8.2	7.7
Cheek depth	8.6	8.0
Interorbital width	8.6	8.2
Preorbital depth	3.6	3.4
Dorsal base	58.1	58.5
Anal base	18.4	19.8
CP depth	18.0	17.6
CP length	13.0	12.7
Last D spine	19.0	17.4
Last A spine	17.2	16.1
CP/CP	72.2	72.0
Counts		
Squ. long.	23	23
L ₁ (c)	11	15
L ₁ (cp)	14	15
L ₂ (c)	6	6
L ₂ (cp)	7	6
Cheek scales	4	4
Squ. op.	9	10
Squ. sop.	5	6
Squ. iop.	3	3
D spines	15	15
D _{tot}	22	22
A _{tot}	10	10
P	12	12
Rakers	2	2
Serrations	0	0

Dentition unusually irregular. Outer series of 50–55 teeth in upper jaw, 48 in lower jaw. Anteriorly in both jaws irregular short sequences of teeth, 2–4 series distinguishable. In upper jaw of holotype innermost series continued more or less interrupted as far as the outer series. In lower jaw of paratype a short sequence of postsymphyseal inner teeth. Posterior teeth well spaced, partly with large gaps between them. Some relatively strongly recurved, but most only moderately.

Colouration: Yellowish, somewhat darker dorsally on sides. Markings unusually washed-out, pale brownish. Bars all present, faint. Bars 2–5 to level of lower edge of pectoral axilla or shorter, 6–7 to level of lower edge of caudal peduncle. Indistinct spots along dorsal fin base, faintly extended into basal dorsal fin. Lateral band from narrow postorbital stripe, maculate where crossing anterior bars, rather narrow (1 scale deep) to Bar 6. Spots in Bars 2 and 3 strongest, but no true lateral spot developed.

Suborbital stripe broad; superorbital moderately wide, to occiput. No pectoral spot, abdominal stripes or midventral stripe. Caudal spot faint, obscure, ovate.

Fins whitish to clear. Dorsal fin anterior two spines and membranes black; lap-pet tips dusky; 0–2 obscure terminal spot-stripes. 2–3 terminal spot-stripes in the anal fin. Caudal fin appearing immaculate, but traces of 2–5 vertical spot-stripes posterodorsally.

Size

Only two adult males are known, the largest of which is 49.9/68.8 mm long.

Geographical distribution

Known only from the type-locality. The R. Moá is a tributary of the R. Juruá near the Peruvian border.

Remarks

A. moae may be recognized on its washed-out colour pattern, the least contrasting in the genus, but it does not seem impossible that young specimens and females may be more intensely pigmented. It differs further from other described deep-bodied species of which adult males are known in the principally immaculate caudal fin. From undescribed deep-bodied species of the R. Içá and R. Javari, which are close geographically, it differs in lacking abdominal stripes. The two specimens from the R. Ucayali, reported as *A. amoenus* by Regan (1913), are the most similar in my material. They are 2 probable males, 35.8 and 39.8 mm, loc. R. Ucayali, leg. Mounsey, BMNH 1913.7.30:56–57, in poor condition. The body shape, colour pattern and meristics agree reasonably well. They differ in the

depth of the cheek relative the interorbital width (cheek depth 86.2–88.6 % of the interorbital width; in *A. moae* 97.4–100.0 %), a smaller orbit (10.8–10.9 % of SL), and a broader head (head width 16.2–17.1 % of SL).

It seems probable that the Ucayali specimens represent a close relative of the R. Moá material, if not the same species. The presence of these forms in different river systems (the R. Juruá empties in the middle R. Solimões, the R. Ucayali unites with the R. Marañon near Nauta, Peru, to form the R. Amazonas) may then indicate a historical or contemporary connection between the upper tributaries of the R. Juruá and tributaries of the R. Ucayali (e.g. R. Shehua, R. Tahuania, R. Tamaya), permitting the dispersal of fishes from one system to the other. It remains to see, however, if the Ucayali form is really so close to *A. moae* as the poor material suggests, and whether the distribution of *A. moae* is really restricted to the upper part of the R. Juruá.

It may be noted that *A. moae* is the first species of this genus to be recorded from the Juruá system, but this river is also very incompletely known ichthyologically.

Apistogramma regani sp. nov.

(Fig. 10)

Holotype. IRSNB (Types) 577 —♂, 37.8 mm SL.

Type-locality. Igarapé affluent de la rive gauche du Rio Negro, dans l'Archipel das Anavilhanas, État d'Amazonas, Brésil. (3°00'S 60°45'W.)

Diagnosis. Head length 29.1–38.7 %, body depth 32.2–41.0 % of SL. CP length 74.2–105.9 % of CP depth. D. XIV. 8, XV. 6–7, XVI.6.i–7. A.III.5.i–7. Squ. long. 22–23. Rakers 1–3. Preoperculum occasionally serrate. Dorsal fin without produced lappets. Caudal fin rounded. No lateral spot. Caudal spot, pectoral spot, abdominal stripes and midventral stripe present. Bars prominent. No chest blotch. A spot may be present above vent. Dorsal fin dark anteriorly. Caudal fin with 4–9 vertical stripes of spots. (39 specimens of both sexes, 11.7–49.4 mm SL.)

Bibliography

- ? *Heterogramma ortmanni*, (pt) Haseman, 1911c: 359 (nom. nud.; only specimen from Manaos; short descr.).
 ? *Heterogramma taeniatum*, (pt) A. de Miranda Ribeiro, 1918: 17 (not Haseman's [1911] material; descr. specimen from Manaos).
Apistogramma taeniatum, Marlier, 1967: 103 (Lago Redondo; listed as stenophagous, carnivorous, not specialized, with regard to feeding habits [IRSNB 15.795, 15.802, 15.803]).
Apistogramma borellii, Meinken, 1971: 38, Tab. 4 (pt, new material from Igarape, S. Jorge, bei Manaos [SMF 10620]; brief descr.).
Apistogramma taeniatum, Lowe-McConnell, 1975: 80 (Tab. 3.3; cop. Marlier [1968], in table illustrating trophic categories of Amazon fishes from Lake Redondo).

Etymology. *regani* for Charles Tate Regan (1878–1943) in recognition of his eminent revisions of the American cichlids, 1905–1906.

Material

Holotype. IRSNB (Types) 577 — ♂, 37.8 mm. Brasil (Amazonas), Arquipélago das Anavilhanas, R. Negro left bank, igarapé (3°00'S 60°45'W). 1967.11.19. Leg. S.M. le roi Léopold de Belgique & J.-P. Gosse (IMA 1967: Sta. 180).

Paratypes. BMNH 1939.7.19: 1 — ♂, 49.4 mm. Brasil (Amazonas), Manaus (3°06'S 60°00'W). No date. Leg. J. McCormick.

IRSNB (Types) 578 — 5♂, 29.7, 29.8, 33.5, 33.8, 34.5 mm; 8♀, 23.4, 23.9, 24.4, 24.8, 26.2, 27.3, 27.5, 28.7 mm. Same data as holotype.

IRSNB (Types) 579 — 4♂, 26.9, 29.4, 29.5, 33.5 mm. Brasil (Amazonas), Arquipélago das Anavilhanas, R. Negro left bank, igarapé (3°00'S 60°45'W). 1967.11.18. Leg. S. M. le roi Léopold de Belgique & J.-P. Gosse (IMA 1967: Sta. 179).

IRSNB (Types) 580 — ♀, 22.6 mm. Same data as holotype.

Specimens. IRSNB 15.795 — 5♀, 20.5, 21.6, 25.6, 26.2, 26.2 mm; sex indet., 26.2 mm. Brasil (Amazonas), Lago Redondo, furo (3°10'S 59°44'W). 1964.04.07. Leg. G. Marlier (Sta. 235).

IRSNB 15.801 — ♂, 26.3 mm. Brasil (Amazonas), near Manaus, Igarapé Mestrinho (3°08'S 60°01'W). 1963.07.19. Leg. G. Marlier (Sta. 35).

IRSNB 15.802 — 2♀?, 14.3, 15.7 mm; 2 sex indet., 11.7, 15.5 mm. Brasil (Amazonas), Lago Redondo (3°10'S 59°44'W). 1963.10.06. Leg. G. Marlier (Sta. 93).

IRSNB 15.803 — ♂, 19.1 mm; ♀, 16.7 mm. Brasil (Amazonas), Lago Redondo (3°10'S 59°44'W). 1964.01.04. Leg. G. Marlier (Sta. 138).

NHMW 17763 — sex indet., 29.2 mm. "Rio Negro". 1913. Leg. J. D. Haseman.

SMF 10620 — ♂, 28.2 mm; 4♀, 23.4, 25.3, 25.4, 25.8 mm. Brasil (Amazonas), near Manaus, Igarapé São Jorge (appr. 3°06'S 60°00'W = Manaus). 1967.09.15. Leg. R. Geisler.

I have also examined two females, BMNH 1975.7.31: 1–2 (previously 1912.3.2: 6, pt.), "Manaus", Ded. J. P. Arnold, 30.0 and 32.0 mm. These are probably either import or aquarium specimens, and excluded from the following description.

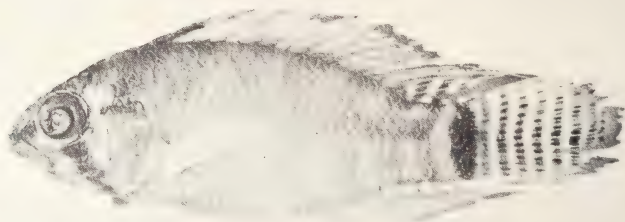


Fig. 10. Holotype of *Apistogramma regani*.

Description

The type-series, the Igarapé Mestrinho, and the SMF specimens are in fine condition. The Lago Redondo specimens are mostly smaller (11.7–26.2 mm, compared to 22.6–49.4 mm), and also in less satisfactory condition, above all faded and curved. The NHMW specimen is poor, slightly dehydrated and miscolored.

Body moderately deep. Head moderately deep or elongate. Predorsal contour in adults straight descending from occiput, little convex on snout or with minor interorbital notch, more evenly curved in smaller specimens. Preventral head contour little arched, about as steep as predorsal contour. Snout rounded, profiles usually equal, straight, or dorsal convex. Orbit usually tangential. Tip of maxilla exposed, to well behind anterior margin of orbit. Preoperculum serrate in four Lago Redondo specimens (6, 10, 12, or 13 denticuli).

Predorsal scales cycloid, laterally typically posteriorwards only to little behind orbit, at most to a line from little behind dorsal fin origin to orbital rim above longitudinal diameter of orbit. Dorsal, most, or all opercular scales ctenoid; at least anterior cheek scales cycloid; upper subopercular and interopercular scales typically cycloid, occasionally ctenoid. Squ. prd. 8–11; squ. prv. 8–13. Upper lateral line with 0–15 terminal pores, usually 1–4, number decreasing with increasing SL; 1–4 subserial pores in 32 lines, absent from 34 lines; without canals in some small specimens. Lower lateral line usually with pores, 1–7; in some small specimens no canals; 1 pore or canal on caudal fin uni- or bilaterally in 19 instances. $1/5 - 1/3$ of caudal fin scaled; squ. caud. 3 (small) – 9 (large specimens); all ctenoid or outer cycloid.

Dorsal spines subequal in length from 4th–7th, last longest. Lappets moderately long, rounded (young) or pointed (adults), none produced. Soft part rounded in smallest, in others pointed, produced in large males, at most to end of caudal fin. Soft anal fin similar, but shorter. D. XIV.8(1), XV.6(6), XV.6.i.(8), XV.7(21), XVI.6.i.(1), XVI.7(2). D_{tot} 21(6), 22(30), 23(3). A.III.5.i.(3), III.6(30), III.7(4), III.?(2). A_{tot} 9(33), 10(4). Pectoral fin to vent or (usually) anal fin origin, in juveniles to soft anal fin origin. Ventral fin pointed, to about anal fin origin in females and young males; outer ray slightly produced, to end of anal fin base in adult males. Caudal fin rounded.

Oral dentition in adults triserial, shape of tooth-band similar in both jaws. Outer series of about 45–55 teeth, middle series short, of 20–30 teeth, inner symphyseal or as long as middle series, of 10–30 teeth.

Colouration: Yellowish, counter-shaded, darker dorsally. Markings brown, no conspicuous dark-edging of scales. Bars prominent, but paler than lateral band, in which they may be intensified (spotted band effect) or not; reaching to level of lower edge of pectoral axilla or to anal fin base; broader than interspaces; narrowly darkened near dorsal fin base. Narrow lateral band from narrow postorbital stripe, $1/2$ to 1 scale wide, to Bar 7, above lower lateral line. Lateral spot small, rounded, not outside band, in Bar 2.

Suborbital stripe moderately wide or broad; superorbital moderately wide, to occiput. Pectoral spot inconspicuous. Abdominal stripes of dark scale edges well-developed: one from upper edge of pectoral axilla vanishing about above anal fin base (not into lateral band), second from lower edge of pectoral axilla to ventral edge of caudal peduncle, third from just below pectoral axilla to middle of soft anal fin base, fourth from origin of ventral fin to middle of spinous anal fin base. Midventral stripe prominent, to almost ventral fin bases. Caudal spot extended vertically, intensely pigmented. Bar 4 frequently forms a spot above vent.

Table 5. Morphometry and meristics of *Apistogramma regani*. n = number of specimens, $\bar{x}$ = mean, $s(\bar{x})$ = standard error of the mean, s^2 = variance. Range gives minimum-maximum value in sample; measurements as per cent of SL, except "CP/CP" which is CP length as per cent of CP depth.

	n	Range	$\bar{x}$	$s(\bar{x})$	s^2
Measurements					
Head length	39	29.1— 38.7	33.6	0.28	3.14
Head depth	39	25.1— 30.7	28.0	0.19	1.35
Head width	38	14.4— 17.9	16.1	0.11	0.46
Body depth	39	32.2— 41.0	36.3	0.26	2.74
Orbit diameter	39	10.3— 14.6	13.3	0.14	0.72
Snout length	38	3.6— 7.4	6.0	0.12	0.51
Cheek depth	38	3.5— 8.2	6.4	0.16	0.92
Interorbital width	39	6.0— 9.0	7.7	0.11	0.48
Preorbital depth	34	1.3— 3.2	2.6	0.07	0.17
Dorsal base	38	52.1— 62.9	59.4	0.36	4.81
Anal base	32	17.2— 22.0	19.5	0.19	1.21
CP depth	39	14.5— 17.2	16.0	0.12	0.53
CP length	38	11.2— 15.4	13.5	0.14	0.73
Last D spine	31	14.4— 21.2	17.6	0.30	2.41
Last A spine	35	14.4— 20.2	18.2	0.18	1.16
CP/CP	38	74.2—105.9	84.6	0.94	33.49
Counts					
Squ. long.	35	22—23	22.6	0.08	0.25
Ll ₁ (c)	39	0—14	10.8	0.49	9.50
Ll ₁ (cp)	38	13—17	14.4	0.15	0.83
Ll ₂ (c)	33	0— 7	3.2	0.33	3.48
Ll ₂ (cp)	30	5— 8	6.9	0.14	0.58
Cheek scales	39	1— 3	2.9	0.07	0.17
Squ. op.	23	8—12	9.7	0.22	1.15
Squ. sop.	30	3— 5	4.0	0.13	0.52
Squ. iop.	39	2— 3	2.7	0.07	0.20
D spines	39	14—16	15.1	0.05	0.10
D _{tot}	39	21—23	21.9	0.08	0.23
A _{tot}	37	9—10	9.1	0.05	0.10
P	38	11—13	11.9	0.06	0.15
Rakers	38	1— 3	1.9	0.09	0.28
Serrations	39	0—13	1.1	0.52	10.68

Dorsal fin clear to dusky, lappets not differentiated in colour. Anterior two membranes black, basal part narrowly dark where bars end; about 2–3 terminal spot-stripes. Anal fin similar in ground-colour, with about 2–3 terminal spot-stripes. Caudal fin clear, with 4–9 very distinct margin-to-margin stripes of spots. The development proceeds from rather medial stripes in young; the last on distal edge of fin. Ventral fin basally dusky, outwards white, spine dusky.

There is noticeable variation in colouration between specimens from different collections (= localities). Young fishes tend to be more yellowish in ground-colour, and the bars may be quite faint, the band and the caudal spot more prominent. The abdominal stripes may be very weakly developed, and the midventral stripe absent. The caudal spot is also more ovate.

Size

The largest male (BMNH 1939.7.19:1) is 49.4/66.8 mm long, but is then much larger than the next largest (holotype) which is 37.8/51.4 mm. The largest female (IRSNB 578) is 28.7/38.7 mm in length.

Geographical distribution

The localities at which the species has been collected are all near Manaus: from the Arquipélago das Anavilhanas, little upstreams the R. Negro, to Lago Redondo, a small white water várzea lake on the R. Solimões right bank, some 25 km SW of Manaus.

Ecology

Marlier (1965, 1967) gave an extensive limnological description of Lago Redondo, and also listed *A. regani* (1967, as *A. taeniatum*) as a stenophagous, not specialized carnivore, together with *Serrasalmus nattereri* Kner, *S. elongatus* (Kner) (Characidae), *Colomesus psittacus* (Schneider) (Tetraodontidae), *Eigenmannia virescens* (Valenciennes) (Rhamphichthyidae), *Pimelodella cristata* (Müller & Troschel) (Pimelodidae), *Plagioscion squamosissimus* (Heckel) (Sciaenidae), ?*Geophagus surinamensis* (Bloch) (Cichlidae). Specialized carnivores distinguished by Marlier included fish-, insect-, and zooplankton-eaters. *A. regani* was the only *Apistogramma* species found in Lago Redondo, and the only small species of the carnivores reported.

Marlier collected in October 1963 (4 specimens, 11.7–15.7 mm; from under a floating meadow), January 1964 (2, 16.7–19.1 mm), and April 1964 (6, 20.5–26.2 mm). Breeding during at least August or September is thus indicated.

A. pertensis and *A. gephyra* were sympatric in the igarapé in the Arquipélago das Anavilhanas (IMA 1967: Stas. 179 and 180).

Remarks

Although nomenclaturally new, this species has a long, and in part complicated, taxonomic history which commences with Haseman's (1911 c: 359) description of *Heterogramma ortmanni* Eigenmann. Haseman listed under that name a series of specimens from "Bastos, Rio Alegre of the Guaporé" (Brazil, Estado de Mato Grosso) (CM 2757 a—k, now in part CAS 14774, 2 specimens), and one specimen from "Manaos" (CM 2756, now possibly FMNH).

No description was given of the Bastos specimens, but for the 3.1 cm long Manaus specimen is stated: "A. III.5; D. XV.6; depth 2.5; head 3; interorbital space 3.33 in the head; last dorsal spine little more than half the length of the head; otherwise like the typical form." Haseman ends the entry with the remark that "This species, from the Amazon basin and Guiana, differs but little from the Paraguayan *H. corumbae*." The last sentence in the description is puzzling if typical form means population of the type-locality, type specimen(s) or average morphology, since that was the first time the name was published. It is also curious that the range is given as "the Amazon basin and Guiana", but no reference to specimens from Guyana.

Evidently, Haseman had, or had had, access to a manuscript or specimens from Guyana labelled *H. ortmanni* by Eigenmann. The name was published as new by Eigenmann (1912: 506) with a diagnosis and a material list including a "Type" and many "Co-types", all from Guyana. Since, Eigenmann's description has become uniformly accepted as the protolog and original description of the Guyana species, and the name is always connected with it.

I have examined several of Eigenmann's *ortmanni* from Guyana, where this species is found within a restricted area. This species is readily separated from *A. regani*, but superficially similar in the basic colour pattern, including abdominal stripes. Since no other species with which *A. ortmanni* from Guyana may be confused is known to occur in the Manaus area, it appears very probable that Haseman's *ortmanni* from Manaus is the same species as that called *regani* here. Unfortunately, it has been impossible to locate Haseman's specimen.

The advance publication of the name *ortmanni* by Haseman, raises the question whether not Haseman's specimens are the real syntypes of *ortmanni*? I believe it would be a mistake to consider them that, because it is clearly stated in the description of the Manaus specimen that the data given are not as in "the typical form". That is, only aberrations from something are described, and thus Haseman does not make the name available. In my opinion therefore, *Heterogramma ortmanni* Eigenmann in Haseman (1911 c) is a nomen nudum. The name *ortmanni* is available only for the species described in 1912 by Eigenmann.

A. de Miranda Ribeiro (1918) probably described the second specimen of this species, as *H. taeniatum*. His text, in Portuguese, may be quoted in full in translation: "One specimen, 55 mm, from Manaus. It shows the band on the three first dorsal spines very conspicuously and the other characteristics in Günther's de-

scription. In addition it has seven black transverse bands on the caudal fin, a character present also on the specimen figured by Hasemann. / That author gave as variety of this species the pl. 46 and the description 59 on p. 359 in his survey of the cichlids of the Carnegie Expedition. / I do not accept his conclusion. / It is sufficient to compare the plates to confirm that they are two distinct species. / The specimen of *H. taeniatum* collected by me has the lateral band characteristically in zig-zag."

The *H. taeniatum* sensu A. de Miranda Ribeiro, figured by Haseman, is *A. caetei* (Haseman, 1911 c: pl. 65). The variety referred to is Haseman's *A. pertensis*. Aside from the zig-zag band, the description may, given the locality, be of *A. regani*.

The Lago Redondo material was reported as *A. taeniatum* by Marlier (1965, 1967, 1968).

The material on which was based the fourth determination of *A. regani*, has also been available for redetermination. Meinken (1971) described the SMF 10620 specimens as *A. borellii*. The finding of *A. borellii* in the Amazônia was said by Meinken (1971) to be remarkable and that seems to have been his justification for the report. Actually, it is the third species he identified as *A. borellii*, and all are Amazonian (cf. Kullander, 1976). The mistake probably has to do with the presence of abdominal stripes in all these species (but not in *A. borellii*), and that character is very evident in *A. cacatuoides*, which Meinken first identified as *A. borellii*.

The diagnosis given here fails somewhat for the not very well preserved Lago Redondo material. These specimens are for the most part faded, curved and soft. When compared directly with specimens from the typical series, the only differences appearing are explained by the state of preservation and the different size ranges (11.7–26.2 mm; 22.6–37.8 mm for the IRSNB type-series). Slight differences in morphometry appear to reflect only size differences, specimens of same size very similar in proportions. Curiously, preoperculum serrations occur only in the Lago Redondo material. Meristically, the left and right bank samples are insignificantly different in the pectoral fin count ($\bar{x}$ = 11.6 for Lago Redondo material; $\bar{x}$ = 12.0 for left bank specimens), and dorsal fin total count ($\bar{x}$ = 21.8, and $\bar{x}$ = 22.0 respectively).

The R. Amazonas may be an effective barrier to the dispersal of small, small-water species, and it would be interesting to study better series from both sides of the river for an estimate of the degree of geographical separation. Unlike the other species of this genus found on both sides of the R. Amazonas, *A. regani* appears to have a very restricted distribution.

A. regani is distinct from all other *Apistogramma* spp. in the colour pattern. Differences from *A. geisleri* in meristics or morphometry do not appear clearly in the available material, but the colour pattern differences readily separate the two. *A. caetei* also has a shorter head and deeper body; *A. piauiensis* has more gill-rakers

(range 2–4; range 0–3, mode 2 in *A. regani*), and a higher mode of dorsal spines (16, range 15–16). It is not easily separated from undescribed material from the R. Javari, R. Içá, R. Guaporé, R. Autaz, and Codajás, except in details of the colour-pattern. The most similar Amazonian species, except for *A. geisleri*, appears to be an undescribed form of which I have examined but a single specimen (SMF unreg., ♂, 42.3 mm, "Brasilien, unterer Amazonas", leg. H. Schultz, ded. 1964.09.10, in fine condition). This specimen, however, has no abdominal stripes, and the 8 stripes on the caudal fin are perfectly straight, not slightly curved as in *A. regani* and other *Apistogramma* spp. with striped caudal fins.

A. ortmanni from Guyana may be very closely related. It is not so deep (depth 31.5–35.5 % of SL), has more gill-rakers (range 2–5, mode 3), less conspicuous bars, and no vent spot, instead a spot at the base of the ventral fin.

A. commbrae from the R. Paraguay has more dorsal spines (range 16–18, mode 16), fewer lower lateral line canals (0–2, mode 0; mode 4 in *A. regani*), fewer gill-rakers (1–3, mode 1), and a different colouration.

Apistogramma geisleri

Apistogramma geisleri Meinken, 1971. Senckenberg. biol. 52: 35.

Holotype. SMF 10617 – ♀, 28.2 mm SL.

Type-locality. Amazonas-Gebiet, Rio Curuçamba bei Obidos (appr. 1°52'S 55°30'W = Óbidos).

Diagnosis (revised). Head length 34.0–36.8 %, body depth 34.0–37.8 % of SL. CP length 87.2–88.9 % of CP depth. D. XV.6.i. A.III.6–7. Squ. long. 22–23. Rakers 1–2. Preoperculum entire. Dorsal fin without produced lappets. Caudal fin rounded. No lateral spot or abdominal stripes. Caudal spot and small pectoral spot present. Females with or without midventral stripe. Bars faint. No chest blotch. Dorsal fin dark anteriorly. Caudal fin with 5 vertical stripes of spots on middle rays. (1 male, 25.3 mm, 2 females, 20.9–28.2 mm SL.)

Bibliography

Apistogramma geisleri Meinken, 1971: 35, Tabs. 1–3 (protolog; detailed descr.; loc.: Rio Curuçamba bei Obidos; Holotype SMF 10617, paratypes SMF 10618–10619), Fig. 1 (monochrome photo of holotype, lateral aspect).

Etymology. *geisleri* for the collector of the type-series, the German biologist, Dr. Rolf Geisler.

Material

Holotype. SMF 10617 — ♀, 28.2 mm. Brasil (Pará), Óbidos, R. Curuçamba (appr. 1°52'S 55°30'W = Óbidos). 1967.12.09. Leg. R. Geisler.

Paratypes. SMF 10618–10619 — ♂, 25.3 mm; ♀, 20.9 mm. Same data as holotype.

Description

The specimens are in acceptable condition, the fins more or less folded, and in the holotype the last dorsal spines and the soft dorsal fin deformed.

Body moderately deep. Head moderately deep. Predorsal contour slightly arched. Preventral head contour straight, less steep. Snout rounded, dorsal profile curved, ventral straight and less steep. Orbit tangential. Tip of maxilla exposed, to anterior margin of orbit or slightly beyond. Preoperculum entire.

Predorsal scales cycloid, laterally halfway to operculum. Dorsal opercular and posteriormost cheek scales ctenoid. Squ. prd. 8–9; squ. prv. 8–9. Lateral lines with terminal pores, but no subserial pores in the upper; lower not continued on caudal fin. Right side lateral line in holotype probably atypical: $7/4 +$ pore; left side line with several unmodified scales: 3 + unmodified + 3 + unmodified + 2 + unmodified + 2 pores/2 pores + 5. $1/4 - 1/3$ of caudal fin scaled; squ. caud. 4–7; outer cycloid.

Dorsal spines increasing in length to last, but nearly equal from 5th. Lappets short. Soft part pointed, without prolongation, to at most $1/4$ of caudal fin. Soft anal fin similar, but shorter. D.XV.6.i.(3). A. III.6 (1), III.6.i(2). Pectoral fin to anal fin origin. Ventral fin pointed, not produced, to at most middle of anal fin base. Caudal fin rounded.

Dentition in holotype principally biserial, but a symphyseal irregularity in the arrangement in lower jaw. Outer series of about 60 teeth, middle series one-half the length of the outer (upper jaw) or little extended laterally (lower jaw), inner series symphyseal.

Colouration: Yellowish, shading to brownish dorsally, markings brown. Bars, including superopercular, faint, ventrally reaching to level of pectoral axilla (2–4) or anal fin base (5–6), somewhat intensified in lateral band or not. Darkest along dorsal fin base and extending narrowly into the base of that fin. Lateral band from narrow postorbital stripe, irregular or even, to Bar 7, above and on lower lateral line. No lateral spot.

Suborbital stripe wide, prominent; superorbital stripe wide, to occiput. Pectoral spot small or absent. Two hardly perceptible lines of dots from dorsal and ventral edges of pectoral axilla caudad. A short midventral stripe in the smaller paratype. Caudal spot ovate.

Dorsal fin colourless, anterior two membranes black or brown, 2 terminal spot-stripes. Anal fin colourless, with 2 terminal spot-stripes. Caudal fin colourless, with 5 vertical stripes of dots across middle rays, the last on distal edge of fin. Ventral fin colourless, spine and adjacent part black.

Table 6. Morphometry and meristics of *Apistogramma geisleri*. For explanation, see Tab. 5.

	n	Range	$\bar{x}$	$s_{(\bar{x})}$	s^2
Measurements					
Head length	3	34.0–36.8	35.1	0.87	2.29
Head depth	3	27.7–30.6	28.9	0.87	2.29
Head width	3	16.2–18.7	17.1	0.82	2.00
Body depth	3	34.0–37.8	36.2	1.15	3.94
Orbit diameter	3	13.5–14.4	13.9	0.26	0.21
Snout length	3	6.4– 8.6	7.5	0.64	1.21
Cheek depth	3	5.7– 7.1	6.2	0.44	0.57
Interorbital width	3	6.7– 7.5	7.1	0.23	0.16
Preorbital depth	3	2.8– 3.3	3.1	0.15	0.07
Dorsal base	3	57.3–58.5	57.7	0.38	0.44
Anal base	3	18.2–19.0	18.5	0.24	0.17
CP depth	3	15.4–16.0	15.7	0.18	0.09
CP length	3	13.4–14.2	13.8	0.23	0.16
Last D spine	2	13.9–17.4	15.7	1.75	6.13
Last A spine	3	17.0–19.8	18.0	0.90	2.44
CP/CP	3	87.2–88.9	88.0	0.49	0.73
Counts					
Squ. long.	3	22–23	22.7	0.33	0.33
LI ₁ (c)	3	7–10	9.0	1.00	3.00
LI ₁ (cp)	3	7–15	11.7	2.40	17.33
LI ₂ (c)	3	4	4.0		
LI ₂ (cp)	3	5– 7	6.0	0.58	1.00
Cheek scales	3	3	3.0		
Squ. op.	2	8– 9	8.5	0.50	0.50
Squ. sop.	3	4	4.0		
Squ. iop.	3	2– 3	2.3	0.33	0.33
D spines	3	15	15.0		
D _{tot}	3	22	22.0		
A _{tot}	3	9–10	9.7	0.33	0.33
P	3	12	12.0		
Rakers	3	1– 2	1.7	0.33	0.33
Serrations	3	0	0.0		

Size

The largest specimen at hand is a female, 28.2/38.3 mm (holotype); the largest male is 25.3/+33.8 mm long.

Geographical distribution

Known only from the type-series, from the R. Curuçamba at Óbidos (Estado do Pará, Brazil).

Remarks

The above description agrees reasonably well with Meinken's (1971), but he omitted the colour description (colour similarity with *A. taeniata* listed in the diagnosis though), and included the caudal spot in the standard length and the caudal peduncle length measurements. The ventral fin count (I.6) cannot be repeated; all cichlids have V. I.5, rarely I.4.i. There are no scales on the preoperculum. The longitudinal scale series count includes basal caudal fin scales. The gill-arches are very papillose, but gill-rakers are clearly discernible. The holotype is evidently a female, not a male.

Meinken expressed the opinion that *A. geisleri* would be similar and closely related to *A. taeniata* and compared his data with data on *A. taeniata* from Guiana and Ostperu. The Peruvian material is probably identical with that described by Meinken (1961 a) from Leticia; the "Guiana" data is probably taken from Regan (1906 a: description of *H. taeniatum*). The meristic characters shown in Meinken's table 3 are not well selected (3 preopercular scale series = cheek scales, preoperculum naked; no gill-rakers, but I find 1–2; 25 scales in a longitudinal series, but I count only 22–23; transverse scale series 1 1/2, 1, 8, method of counting unknown), and the morphometric data partly inaccurate as well. The depth: standard length, head: standard length and caudal peduncle ratios are incorrect because the caudal spot was included in the standard length and caudal peduncle length measurements. The preorbital depth is definitely not equal to the diameter of the orbit. The eye: head length ratio is rather an expression of the head length: eye ratio and is probably correct then (I have 2.49–2.57, but measure differently); the interorbital width is listed as contained 4.2–4.5 times in the head length (I have 4.58–5.10), and that may be a real difference from *A. taeniata*, the holotype of which has a broader interorbital width (3.6 times in the head length). The lateral line length is that observed on the holotype and is probably atypical. Meinken thus fails to show convincingly differences between *A. taeniata* and *A. geisleri*. These species are, however, well separated by the different snout shapes (p. 142), and I see no reason to speculate in close relationship.

A. geisleri is similar to *A. regani* in many ways, but distinguished above all in the colour pattern.

Only one other *Apistogramma* species is recorded from Óbidos, viz *A. agassizii* (MCZ 16029, p. 89, this paper).

Apistogramma caetei sp. nov.

Holotype. FMNH 54164A (CM 2732 pt.) — ♂, 35.6 mm SL.

Type-locality. Igarapé in Bragança (Estado do Pará, Brazil; 1°45'S 46°47'W).

Diagnosis. Head length 27.9–33.7 %, body depth 34.9–39.9 % of SL. CP length 64.6–77.1 % of CP depth. D. XV.6–7. A. III.6–7. Squ. long. 23. Rakers 1–3. Preoperculum entire. Dorsal fin without produced lappets. Caudal fin rounded. No lateral spot, pectoral spot or abdominal stripes. Caudal spot, occasionally a midventral stripe present. Bars developed, but not prominent. No chest blotch. Dorsal fin dark anteriorly. Caudal fin with 5–8 vertical stripes of spots. (4 males, 21.5–35.6 mm SL.)

Bibliography

Heterogramma taeniatum (pt), Haseman, 1911 c : 357 (brief descr.; specimens from Bragança [FMNH 54164A–C, as CM 2732 a–c]), pl. 65 (retouched monochrome photo [FMNH 54164A, lateral aspect]).

Etymology. *caetei* for the rio Caeté, the major river in the type-locality area, probable recipient of the igarapé in which the type-series was collected.

Material

Holotype. FMNH 54164A (CM 2732 pt.) — ♂, 35.6 mm. Brasil (Pará), Bragança, igarapé (1°45'S 46°47'W). 1909.12.29. Leg. J. D. Haseman (ECMCSA 3352–3365).

Paratypes. FMNH 54164B–C (CM 2732 pt.) — 2 ♂, 21.5, 30.9 mm. Same data as holotype.

Specimen. MCZ 46090 — ♂, 29.1 mm. Brasil (Pará), Castanhal, Município Boa Vista, R. Apeu (1°21'S 47°55'W). 1965.07. Leg. N. Menezes.

Description

The material is in fine condition, also the old specimens in the type-series.

Body deep. Head rather short, more elongate in the smallest specimens. Predorsal contour gently arched to between orbits, straight or with another curvature on snout. Preventral head contour straight or gently arched, less steep. Snout rounded or rather blunt, profiles about straight, dorsal steeper or equal. Orbit subtangential or tangential. Tip of maxilla exposed, to anterior margin of orbit. Preoperculum entire.

Predorsal scales cycloid, laterally posteriorwards to vertical from preoperculum vertical limb, and halfway to operculum. Dorsal or all opercular, and, not al-

ways, posteriormost cheek scales ctenoid. Squ. prd. 8–10; squ. prv. 9–10. Upper lateral line with 1–5 terminal pores, 3 of 8 lines with 1–2 subserial pores; lower with 1–4 anterior pores, not continued on caudal fin. $1/4 - 1/3$ of caudal fin scaled; squ. caud. 4–6; outer cycloid or all ctenoid.

Dorsal spines subequal in length from 6th, last longest. Lappets short, pointed, none produced. Soft part pointed, to $1/4$ or $1/3$ of caudal fin; with filamentous elongation in holotype, to near end of caudal fin. Soft anal fin similar, but shorter. D. XV.6(2), XV.7(2). A. III.6(3), III.7(1). Pectoral fin to anal fin origin. Ventral fin pointed, to anal fin origin, produced in the 3 larger specimens, to base of 2nd or last anal spine. Caudal fin rounded.

Table 7. Morphometry and meristics of *Apistogramma caetei*. For explanation, see Tab. 5.

	n	Range	$\bar{x}$	$s(\bar{x})$	s^2
Measurements					
Head length	4	27.9–33.7	31.7	1.28	6.58
Head depth	4	28.5–32.0	29.7	0.78	2.42
Head width	4	15.5–17.7	16.7	0.46	0.83
Body depth	4	34.9–39.9	37.7	1.09	4.71
Orbit diameter	4	12.0–14.0	12.8	0.47	0.89
Snout length	4	6.5– 7.9	7.2	0.30	0.35
Cheek depth	4	7.2– 8.8	8.1	0.34	0.46
Interorbital width	4	7.6– 8.4	8.1	0.21	0.17
Preorbital depth	4	2.1– 3.7	3.0	0.34	0.46
Dorsal base	4	56.7–60.7	58.5	0.84	2.84
Anal base	4	20.1–22.8	21.4	0.69	1.89
CP depth	4	15.3–18.3	16.8	0.63	1.58
CP length	4	11.6–12.9	12.3	0.32	0.42
Last D spine	3	15.5–17.2	16.2	0.52	0.82
Last A spine	4	14.9–16.9	16.3	0.46	0.84
CP/CP	4	64.6–77.1	73.3	2.90	33.74
Counts					
Squ. long.	4	23	23.0		
Ll ₁ (c)	4	11–13	12.5	0.48	0.92
Ll ₁ (cp)	4	14–15	14.5	0.29	0.33
Ll ₂ (c)	4	4– 5	4.5	0.29	0.33
Ll ₂ (cp)	4	8– 9	8.3	0.25	0.25
Cheek scales	4	3	3.0		
Squ. op.	3	8– 9	8.3	0.33	0.33
Squ. sop.	3	3– 4	3.3	0.33	0.33
Squ. iop.	3	3	3.0		
D spines	4	15	15.0		
D _{tot}	4	21–22	21.5	0.28	0.33
A _{tot}	4	9–10	9.3	0.25	0.25
P	4	12	12.0		
Rakers	4	1– 3	1.5	0.50	1.00
Serrations	4	0	0.0		

Jaw dentition triserial in both jaws. Outer series of 45–55 teeth, middle series symphyseal, inner little longer than middle series.

Colouration: Yellowish (MCZ specimen) or olivaceous–brownish (FMNH specimens), markings brown. No prominent dark scale-rims. Bars variously developed. In holotype no distinct superopercular bar, in the MCZ specimen a faint, in the others a slightly more intense bar. Similarly with the other bars. Bars 2–6 distinct only close to dorsal fin base in holotype, and then still faint; in the others to ventral body edge or shorter, more prominent. In one paratype and the MCZ specimen also slightly intensified on abdominal sides. Bars 1–6 form spots along the dorsal fin base in the MCZ specimen. Bar 7 in the holotype next below the lateral band as strongly pigmented as the band. Lateral band from moderately wide or narrow postorbital stripe, anteriorly 1 scale deep, posteriorwards broadening, to Bar 7, above lower lateral line. Edges not even, but distinct. Rather as a series of confluent spots in the MCZ specimen. No lateral spot.

Suborbital stripe moderately wide, prominent, slightly recurved; superorbital stripe to occiput, more or less apparent. No pectoral spot or abdominal stripes. A very weak, short midventral stripe in the holotype. No chest blotch. Caudal spot ovate or quadratic.

Dorsal fin almost colourless, anterior two membranes black, bars extended faintly into base, 2–4 terminal spot-stripes. Anal fin ground-colour similar, membranes dark basally or not, 2–4 terminal spot-stripes. Caudal fin almost colourless, with 5–8 stripes of dots vertically from margin to margin, about width of interspaces, the last on distal edge of the fin. Ventral fin white or almost colourless, spine and first membrane dark.

Size

The largest specimen (holotype) is a male, 35.6/48.6 mm long.

Geographical distribution

Known only from the R. Apeu and R. Caeté drainages in the Estado do Pará, Brazil, E of the Baía de Marajó.

Remarks

The only label that I have of the type-series states "Brazil: Pará" for locality. There can be no doubt, however, that this is the series reported as CM 2732 a–c by Haseman (1911 c: 357). The holotype agrees in every detail with the fish figured on his pl. 65, except that the colouration is more uniform now.

Haseman believed his Bragança specimens to represent *A. taeniata*, and so did A. de Miranda Ribeiro (1918: 17). Haseman, however, reported several species under that name, none of which is *A. taeniata* (cf. Tab. 2, this paper). *A. caetei* rather appears close to *A. piauiensis*, and is also similar to the Amazonian species *A. regani* and *A. geisleri*. A comparison with *A. piauiensis* is complicated, since the material available of *A. caetei* consists only of males, and that of *A. piauiensis* of a female and two juveniles. *A. piauiensis* seems to have more gill-rakers (2–4; 1–3, mode 1, in *A. caetei*), and a longer caudal peduncle (CP length 77.3–81.1 % of CP depth; 64.6–77.1 % in *A. caetei*). More material is needed before colour differences can be established. *A. regani* is more elongate, and has a longer head, besides a different colour-pattern. *A. geisleri* has a longer caudal peduncle (87.2–88.9 % of CP depth), and corresponding shorter anal fin base (18.2–19.0 % of SL; 20.1–22.8 % in *A. caetei*).

A. caetei is the only *Apistogramma* species recorded from the R. Caeté and the R. Apeu systems. Closest geographically is *A. parva* from the R. Capim, which, on a juvenile (15.8 mm), appears to be an elongate species with a lateral spot.

Apistogramma piauiensis sp. nov.

(Fig. 11)

Holotype. MCZ 46831 — ♀, 22.7 mm SL.

Type-locality. Brazil: Piauí, Lagoa Seca, about 1 km from camp on Rio Parnaíba at Barra do Longa (near Buriti dos Lopes). (3°08'S 41°54'W.)

Diagnosis. Head length 32.2–34.6 %, body depth 34.2–35.7 % of SL. CP length 77.3–81.1 % of CP depth. D. XV.7, XVI.5.i–6. A. III.5.i–6. Squ. long. 23. Rakers 2–4. Preoperculum entire. No lateral spot, pectoral spot or abdominal stripes. Caudal spot and narrow midventral stripe present. Bars only traced. No chest blotch. Dorsal fin dark anteriorly. Caudal fin faintly spotted. (Colouration from female, 22.7 mm; otherwise also from 2 juveniles, 11.7–13.3 mm SL.)

Etymology. *piauiensis*, from the Estado do Piauí.

Material

Holotype. MCZ 46831 — ♀, 22.7 mm. Brasil (Piauí), Lagoa Seca (3°08'S 41°54'W). 1968.08.29. Leg. T. R. Roberts.

Specimens. MCZ 46830 — sex indet., 11.7 mm. Brasil (Piauí), Barra do Longa, R. Parnaíba (3°08'S 41°54'W). 1968.08.27 — 09.04. Leg. T. R. Roberts.
MCZ 52212 — sex indet., 13.3 mm. Same data as holotype.

Description

The holotype is a fine female with swollen genital papilla and rather contrasting colouration, probably a reproducing adult. The juveniles are less fine; particular-



Fig. 11. Holotype of *Apistogramma piauiensis*.

ly the smaller one has lost many of its scales. The description is essentially of the holotype.

Body moderately elongate. Head moderately elongate. Predorsal contour about straight descending, with ignorable curvatures above orbit and on snout. Preventral head contour gently arched, about as steep as predorsal. Snout rounded, dorsal profile curved, steeper, ventral straight. Orbit tangential. Tip of maxilla exposed, to anterior margin of orbit. Preoperculum entire.

Predorsal scales cycloid, laterally posteriorwards to vertical from preoperculum vertical limb. Dorsal opercular and, on one side only, one postorbital cheek scale ctenoid. Squ. prd. 10 (juv.: 9); squ. prv. 10 (juv.: 8). Lateral lines with terminal pores, unilaterally 2 subserial pores in upper, and one caudal pore (juv.: posterior one-half of upper pored; lower without canals). Less than $1/4$ of caudal fin scaled; squ. caud. 3 (juv.: 3); all ctenoid.

Dorsal spines subequal in length from 4th or 5th, last longest. Lappets short, rounded. Soft part pointed, without extension, to $1/3$ of caudal fin. Soft anal fin similar, but shorter. D. XV.7 (juv.: XVI.5.i, XVI.6). A. III.5.i (juvs.: III.6). Pectoral fin to vent. Ventral fin pointed, not produced, to middle of spinous anal fin base. Caudal fin rounded.

Oral epithelium with numerous papillae complicating examination of dentition. Apparently 3 series of teeth in each jaw. Outer series of about 40 teeth, middle series symphyseal, inner series one-half the length of the outer.

Table 8. Morphometry and meristics of *Apistogramma piauiensis*. For explanation, see Tab. 3.

MCZ No.	46831	52212	46830
Measurements			
Head length	32.2	34.6	34.2
Head depth	27.3	28.6	24.8
Head width	15.0	18.0	19.7
Body depth	35.7	35.3	34.2
Orbit diameter	13.2	14.3	—
Snout length	6.2	6.0	—
Cheek depth	6.2	5.3	—
Interorbital width	7.5	7.5	6.8
Preorbital depth	2.6	—	—
Dorsal base	57.3	55.6	—
Anal base	18.5	18.8	—
CP depth	16.3	16.5	15.4
CP length	13.2	12.8	—
Last D spine	15.0	—	—
Last A spine	16.3	15.0	—
CP/CP	81.1	77.3	—
Counts			
Squ. long.	23	23	—
Ll ₁ (c)	10	7	—
Ll ₁ (cp)	14	13	—
Ll ₂ (c)	4	0	—
Ll ₂ (cp)	8	7	—
Cheek scales	3	2	—
Squ. op.	8	8	—
Squ. sop.	4	4	—
Squ. iop.	3	1	—
D spines	15	16	16
D _{tot}	22	22	22
A _{tot}	9	9	9
P	12	12	—
Rakers	4	3	2
Serrations	0	0	0

Colouration: Pale greyish, markings brown. Bars not apparent, visible as traces; Bar 7 medially as intense as lateral band, extended little above and below it. Confluent, inconspicuous spots along dorsal fin base. Lateral band from narrow post-orbital stripe, contrasting, even-edged, about 1 scale wide, to Bar 7, above lower lateral line. No lateral spot.

Suborbital stripe moderately wide; superorbital stripe prominent, to occiput. No pectoral spot or abdominal stripes. Midventral stripe narrow, prominent, forwards to almost ventral fin bases. Caudal spot ovate.

Dorsal fin dusky, anterior two membranes black; dots on bases of membranes; no terminal spot-stripes. Anal fin dusky, immaculate. Caudal fin smoky, immaculate, but with indications of dots on middle membranes. Ventral fin whitish, spine and adjacent membranes black.

Juveniles greyish, with brown, not contrasting markings. Rather like the adult, but bars distinct though weak.

Size

The holotype (female) is 22.7/30.6 mm in length.

Geographical distribution

Known only from two localities near the mouth of the R. Longa, in the Estado do Piauí, Brazil.

Ecology

The Lagoa Seca (Dry Lake) is situated one or two km from the R. Parnaíba mainstream and Barra do Longa, and is in the flooding area of the R. Parnaíba. At the time of collecting it was about 200–400 m wide and one km long, with a maximum depth of 1 m. The bottom was mostly muddy, with rocks in some places. There was almost no macrophyte vegetation. At higher water levels there would be drowned aquatic vegetation, including grasses and bushes, and connections to swampy areas with aquatic vegetation. With *A. piauiensis* about 20–30 species of fish, including many typical of the mainstream habitat, were found here (T.R. Roberts, in litt.).

The juveniles suggest that the species reproduces at least in late July or early August; the appearance of the female holotype that it is a breeding individual, extending the conjectured breeding season to late August.

At Barra do Longa it was associated with a *Cichlasoma* species (MCZ 46827, 1 specimen, 11.4 mm).

Remarks

A. piauiensis has the easternmost range of the species in the genus. The R. Parnaíba forms from main headwaters on the Chapada das Mangareiras, and may have received part of its fauna from eastern tributaries of the R. Tocantins, but the closest relative of *A. piauiensis* may be *A. caetei* from the R. Caeté and R. Apeu, south of the Ilha de Marajó. A discussion of the extralimital distribution of

A. piauiensis must await more collecting in the R. Tocantins as well as in the rivers flowing into the Atlantic ocean south of the R. Amazonas. More material is also desirable for any serious comparison with *A. caetei*.

A. piauiensis differs from the similar *A. caetei*, *A. regani*, and *A. geisleri* in morphometry, meristics and colouration (see pp. 71 and 79).

Apistogramma cacatuoides

Apistogramma cacatuoides Hoedeman, 1951. Beaufortia No. 4: 1.

Holotype. ZMA 100.033A — ♂, 38.5 mm SL.

Type-locality. R. Amazonas basin, between 69° and 71°W (restricted and emended; see p. 87).

Diagnosis (revised). Head length 30.9–36.5 %, body depth 33.1–39.4 % of SL. CP length 60.0–105.0 % of CP depth. D. XIV.7, XV.6–7, XVI.5–7, XVII.7.i. A. III.6–7. Squ. long. 22–23. Rakers 1–2. Preoperculum rarely serrate. Dorsal fin anterior lappets produced in males. Caudal fin with dorsal and ventral streamers in males. Lateral spot present. No pectoral spot. Abdominal stripes as lines of spots in young and females, as v-lines in males. Midventral stripes in females. No caudal spot. Bars developed. No chest blotch. Dorsal fin dark anteriorly. Caudal fin immaculate or, in males, spot-stripes in lower lobe, occasionally 2 ocelli in upper lobe. (23 specimens of both sexes, 12.6–41.1 mm SL.)

Bibliography

- Apistogramma cacatuoides* Hoedeman, 1951: 1 (protolog, detailed descr. of holotype and paratype, both ZMA 100.033; loc.: near Paramaribo, Dutch Guiana), fig. p. 3 (sketch of holotype, lateral aspect).
- Apistogramma cacatuoides* Meinken, 1960 a: 655 (belongs to group of spp. incl. *A. ornatipinnis* Ahl, *A. steindachneri* (Regan), *A. wickleri* Meinken).
- Apistogramma borellii*, Meinken, 1961 b: 167 (detailed descr. of aquarium or import specimens; no loc.; sketch of head showing cephalic lateralis pores; 4 monochrome photos; disc. of relationships).
- Apistogramma cacatuoides* Meinken, 1962: 141 (in key-like list of *Apistogramma* spp.; distr.; no ref.).
- Apistogramma borellii*, Meinken, 1962: 142 (pt; in key-like list of *Apistogramma* spp.; distr.; no ref.).
- Apistogramma borellii*, Kuenzer, 1962 b: 362 (brooding and fry behaviour), Figs. 1–3 (monochrome photos of normal colouration and brooding behaviour), Figs. 4–6 (sketches of dummies).
- Apistogramma borellii*, (pt) Klee, 1965: 424 (habitat description: pool situated alongside of a logging road connecting the Pachitea river and Tournavista [Peru]; no descr.; [ZIMH 3239A, D]; incl. *Geophagus jurupari* Heckel, *Crenicara punctulata* (Günther)).
- ?*Apistogramma borellii*, Burchard, 1965: 155, 156, 157 (notes on behaviour).
- Apistogramma cacatuoides* Meinken, 1969 b: 93 (nuchal hump may be indicated).
- Apistogramma cacatuoides* Kullander, 1976: 264 (*A. borellii* in Meinken, 1961 b = *A. cacatuoides*; differences from *A. luelingi* Kullander), 265 (individuals known with 4 anal spines; no ref.; no specimens).

Etymology. *cacatuoides* from *Cacatua* (Kakatoe) (Aves: Psittacidae), and *-eidos* (Greek, suffix), -like; probably expressing the similarity in the produced dorsal lappets of the fish with the produced head feathers of the bird. Not explained by Hoedeman.

Material

Holotype. ZMA 100.033A — ♂, 38.5 mm. "Amazone". Import 1950.04. [Ded. J. J. Hoedeman.] (Not included in the description.)

Paratype. ZMA 100.033B — ♀, 32.6 mm. Same data as holotype. (Not included in the description.)

Specimens. MCZ 51721 — sex indet., 14.7 mm. Colombia (Amazonas), Isla Santa Sofia, isolated pool (3°58'S, 70°10'W). 1972.07. Leg. R. A. Mittermeier.

MCZ 51748 — 8 ♂, 15.4, 20.8, 23.6, 26.4, 27.2, 31.1, 33.7, 41.1 mm; 6 ♀, 14.7, 15.8, 16.2, 20.5, 29.8, 31.1 mm; 2 sex indet., 12.6, 14.2 mm. Colombia (Amazonas), Isla Santa Sofia, isolated pool (3°58'S 70°10'W). 1972.07. Leg. R. A. Mittermeier.

NRM 11281 — 2 ♂, 32.3, 32.8 mm. Perú (Loreto), R. Yavari, Lago Matamata, caño (4°12'S 70°17'W). 1971.09.11. Leg. T. Hongslo (VIT 7)

NRM 11282 — 2 ♀, 23.2, 26.5 mm. Perú (Loreto), R. Yavari, Caño Piraña (? 4°12'S 70°17'W). 1971.09.06. Leg. T. Hongslo (VIT 3 B)

ZIMH 3239A, D — 2 ♂, 34.2, 40.9 mm. Perú (Huánuco), logging road R. Pachitea — Tournavista, pool (c. 8°50'S 74°36'W). 1964.08.20 or 25. Leg. A. J. Klee.

Description

The material is for the most part in very fine condition.

Body moderately deep. Head moderately deep. Predorsal contour about straight descending from dorsal fin origin, may be a little arched on occiput. Pre-ventral head contour as steep or steeper, little arched or straight, lower jaw end projecting. Mouth rather large. Snout rounded, profiles straight, equal. Orbit tangential or subtangential. Tip of maxilla exposed, to anterior margin or 1/3 of orbit. Preoperculum with 16 denticuli in one MCZ 51748 specimen.

Predorsal scales cycloid along midline and between orbits. Posterior cheek and dorsal opercular, in adults all opercular and also dorsal subopercular scales ctenoid. Squ. prd. 7—11; squ. prv. 9—13. Upper lateral line with terminal pores; 1—2 subserial pores in 17 of 40 lines; lower line without canals in juveniles; a caudal pore in 11 of 43 lines. 1/6 — 1/2 of caudal fin scaled; squ. caud. 3 (small) — 10 (large specimens); outer cycloid or all ctenoid.

Dorsal spines subequal in length from about 4th, last longest. Lappets in young and females pointed, moderately long; in males from 23.6 mm anterior produced: 2nd—6th, 3rd or 4th longest, spine length or longer, in largest male 2nd—5th, from 6th onwards produced but not so long, 4th and 5th longest, to end of dorsal fin base. Soft part pointed in females and young, to at most middle of caudal fin;

produced in males, to at most end of caudal fin. Soft anal fin similar. D. XIV.7(1), XV.6(3), XV.6.i(1), XV.7(2), XVI.5(1), XVI.6(9), XVI.6.i(2), XVI.7(3), XVII.7.i(1). D_{tot} 21(5), 22(12), 23(5), 25(1). A. III.6(15), III.6.i(3), III.7(5). A_{tot} 9(15), 10(8). Pectoral fin to vent or anal fin origin. Ventral fin in young pointed, to vent; in large females with short extension of first ray, to last anal spine; in large males first ray produced, at most to middle of caudal peduncle. Caudal fin in females and young rounded; in males from 23.6 mm with dorsal and ventral extensions, truncate between: dorsal elongation slightly longer than ventral, of rays 4 and 5, ventral of rays 12 and 13.

In medium-sized individuals 3 series of teeth in both jaws: 40–60 in the outer series of the upper jaw, the innermost as long, the middle series symphyseal, 50–60 teeth in the outer series of the upper jaw, the middle symphyseal, the inner little longer. Anteriorly series difficult to discern, teeth rather crowded. Especially in males outer teeth large, wide-spaced, strongest anteriorly. In the largest male in the upper jaw anteriorly scattered very strong, strongly recurved teeth, no serial arrangement; posteriorly 3 series, the outer of about 55 teeth; in lower jaw only one lateral series, of about 40 teeth, anteriorly much as in upper jaw but an innermost, short series, discernible.

Colouration: Yellowish, markings brown. Scales not dark-edged. Bars, most prominent in juveniles, but present also in adults, wider than interspaces, conspicuously oblique; usually only above lateral band, very little into dorsal fin base. Lateral band from moderately wide postorbital stripe, even, ventrally sharp-edged, about 1 scale deep, to caudal fin, on and above lower lateral line. Lateral spot roundish, deeper than band.

Superorbital stripe moderately wide, to occiput; suborbital moderately wide, slightly recurved. No pectoral spot. Abdominal stripes of spots in juveniles: one from upper edge, another from lower edge of pectoral axilla, a third below; in large males v-stripes (zig-zag-stripes) (upper and lower 1/3 of scales of ventral flanks dark-edged); in adult females only two of the juvenile stripes (the upper) remaining, as more or less interrupted narrow streaks. Very short, narrow mid-ventral stripe in females. A dark spot on chin just below lower lip. Branchiostegal membrane in the largest male dusky ventrally. No caudal spot, but lateral band obscurely continued proximally on middle caudal fin rays; in young usually a vertical stripe over caudal fin base.

Dorsal fin in largest male dusky, anterior two membranes black, with clear produced lappets. Anal fin dusky. Caudal fin yellowish, with 5 obscure vertical stripes of spots on basal half of lower lobe. Ventral fin principal part dusky, elongation white. In the others the fins clear; dorsal fin more or less dusky; anal fin with some dark pigment marginally; no terminal spot-stripes in either fin; anterior two dorsal membranes black. Caudal fin immaculate except in one male with two small ocelli on middle of upper lobe. Ventral fin in males and young white, in adult females spine and outer membrane black.

Table 9. Morphometry and meristics of *Apistogramma cacatuoides*. For explanation, see Tab. 5.

	n	Range	$\bar{x}$	$s(\bar{x})$	s^2
Measurements					
Head length	23	30.9— 36.5	33.5	0.32	2.32
Head depth	23	24.6— 31.3	27.4	0.39	3.59
Head width	23	15.5— 18.8	17.0	0.19	0.82
Body depth	23	33.1— 39.4	35.8	0.37	3.23
Orbit diameter	23	9.5— 13.6	12.0	0.16	0.63
Snout length	21	4.1— 7.5	5.6	0.19	0.74
Cheek depth	23	4.5— 9.2	6.7	0.24	1.36
Interorbital width	22	6.8— 10.7	8.5	0.20	0.88
Preorbital depth	20	2.0— 3.2	2.5	0.07	0.11
Dorsal base	23	52.8— 61.9	58.7	0.49	5.45
Anal base	23	15.5— 22.0	18.7	0.40	3.68
CP depth	23	14.1— 16.9	15.4	0.18	0.75
CP length	22	10.2— 14.8	12.0	0.25	1.35
Last D spine	19	10.7— 17.0	14.2	0.45	3.84
Last A spine	23	11.6— 17.8	15.6	0.37	3.22
CP/CP	22	60.0—105.0	78.1	2.07	94.36
Counts					
Squ. long.	23	22—23	22.6	0.10	0.25
Ll ₁ (c)	21	2—13	9.2	0.55	6.26
Ll ₁ (cp)	21	9—16	13.6	0.39	3.15
Ll ₂ (c)	22	0— 5	2.0	0.38	3.14
Ll ₂ (cp)	23	4— 8	6.7	0.22	1.11
Cheek scales	23	2— 6	3.2	0.16	0.60
Squ. op.	19	10—16	13.7	0.38	2.67
Squ. sop.	23	3— 9	5.4	0.34	2.62
Squ. iop.	23	2— 4	2.7	0.15	0.49
D spines	23	14—17	15.7	0.40	0.63
D _{tot}	23	21—25	22.1	0.19	0.86
A _{tot}	23	9—10	9.3	0.10	0.24
P	23	11—13	12.0	0.14	0.45
Rakers	23	1— 2	1.2	0.08	0.15
Serrations	23	16 in one specimen only			

Size

The largest male (MCZ 51748) is 41.1/55.9 mm long, the largest female (same lot) 31.1/41.6 mm.

Geographical distribution

Collected near Tournavista, Peru (R. Pachitea), close to R. Yavari on its lower course, and on Isla Santa Sofia in the R. Amazonas little upstream Leticia, Colombia.

Ecology

Some exological data relating to the ZIMH specimens were given by Klee (1965: 423). These specimens were collected in a pool the size of a bathtub, with clear, slightly yellow water, after a heavy rain dark brown water. The pH was quite high: 6.8 before, 6.5 after the rain; as was the iron content: 2.0 ppm and 2.5 ppm. Before the rain the pool water contained 3.5 ppm dissolved oxygen, after only 0.5 ppm. Other fishes caught here included *Hoplosternum thoracatum* (Valenciennes) (Callichthyidae), *Pimelodella peruana* Eigenmann & Myers (Pimelodidae), *Erythrinus erythrinus* (Schneider), *Hoplias malabaricus* (Bloch) (Erythrinidae), *Pyrhulina melanostoma* (Cope) (Lebiasinidae), *Carnegiella strigata* (Günther) (Gasteropelecidae), *Hyphessobrycon peruvianus* Ladiges (Characidae), listed by Klee, and also one *Geophagus jurupari* Heckel (34.0 mm) and three *Crenicara punctulata* (Günther) (30.5–32.4 mm) of the family Cichlidae.

The MCZ 51748 series was taken with one *Apistogrammoides pucallpaensis* (20.0 mm), known also from the R. Ucayali near Pucallpa.

The NRM 11282 specimens were taken together with a male *A. agassizii* (31.1 mm).

The smallest Isla Santa Sofia specimens (down to 12.6 mm) suggest that the species reproduces there in June or July.

Remarks

The type-specimens, being imports, are excluded from the description given above, although they conform rather well to it. The holotype is in poor condition, curved, with first and second right side gill-arches removed (preserved separately), gill-cover scales in part lost, as well as some body scales (a few preserved separately), and many caudal fin scales. The caudal fin shape is indeterminable, and some soft fin ray tips lost. The colour is very dark all over, with scattered black specks that are not part of the colouration. It is 38.5 mm long and has 3 series of cheek scales, squ. long. 22, Ll₁ 8+2 missing+2 undifferentiated+1, Ll₂ 2 pores+1+2 pores+1+2 pores, D. XV.6, A. III.6.i, P. 11, 3 rakers. The paratype is as poor, with obvious signs of disease (eyes protruding). It is 32.6 mm long, has 3 cheek scale series, squ. long. 23, Ll₁ 10+4 pores+4 subserial pores, Ll₂ 6 pores+1, D. XVI.5.i, A. IV.6, P. 11, 1 raker, caudal fin abnormal (ii.4.3.i).

The type-locality was given by Hoedeman (1951) as near Paramaribo, Dutch Guiana (= Surinam), and he also stated that the type-specimens had been imported alive by a sailor and had been kept in an aquarium for several months. The date of collecting is given as March 1949. The sailor's collection of fishes from near Paramaribo appears to be a reality (cf. Hoedeman, 1952), but it appears beyond doubt that the *A. cactuoides* were not in it. The original label reads "Aquarium import, April 1950, Amazone, specimens died in October 1950", but

it was later exchanged to one reading "Suriname, Paramaribo" (H. Nijssen, in litt.).

Surinam is well-known ichthyologically, but no *A. cacatuoides* have been found in that country. The lower R. Amazonas in Peru is a center for aquarium fish collecting and it appears very probable that Hoedeman's specimens came from that area, from which also most of the available museum material comes. In connection with the emendation of the type-locality, I therefore also suggest the restriction: between 69° and 71° W.

A. cacatuoides is by colouration alone readily separated from all known congeners. Its relationships are uncertain: it combines characters of both the *regani* group and the elongate species, and may represent a distinct line of evolution. The rather large mouth, and strong jaw dentition also places it apart. An undescribed species, represented by a single individual (SMF unreg., 22.6 mm, Brasil (Amazonas), Igarapé Preto [1960.12], leg. H. Schultz) appears superficially similar, but has no abdominal stripes. It has weak bars, a lateral band faintly continued on the scaled part of the caudal fin, but no lateral spot. It has also 4 cheek scale series, squ. long. 23, D. XV.6, A. III.6 and 4 rakers.

I am unable to understand Meinken's (1961 b) determination of some *A. cacatuoides* specimens as *A. borellii*, a Paraguay basin species with incomplete lateral band, no abdominal stripes, no produced dorsal fin lappets, rounded caudal fin etc. His arguments for a two-pointed caudal fin in *A. borellii* are basically unsound, because Regan (1906 a) used the same words to describe the caudal fin shapes of both *A. borellii* and *A. agassizii* (with only one point in adult males), viz. "rounded or pointed", and one would expect Regan then to have been more careful in his choice of expression if the fin shapes were as drastically different as Meinken thought. Unfortunately, one of the syntypes of *A. borellii* is now lost, and the rest of Regan's material of that species is in such a poor condition that the caudal shape cannot be determined.

Later "*A. borellii*" determined by Meinken include *A. luelingi* specimens (Kullander, 1976), *A. regani* specimens (p. 71, this paper), and the *A. borelli* reported by Klee (1965), which all have abdominal stripes, except for the *Geophagus* and *Crenicara* spp. in Klee's lot. *A. borellii* in the aquarium literature are usually *A. cacatuoides*.

In 1973 I reported on the examination of an aquarium specimen of *A. cacatuoides*, and concluded that it was not *A. borellii*, the name by which the species was commonly handled by aquarists, but neither *A. cacatuoides* which would have 24–27 scales in a longitudinal series, and 13 gill-rakers, as stated by Hoedeman (1951). That neither Meinken nor I were able to identify our material as *A. cacatuoides* is at least to some extent a result of the many errors in Hoedeman's description of the type-material. For instance, the longitudinal scale count obviously includes caudal fin scales, and the very high gill-raker count is obviously for the series on the inner side of the arch removed from the holotype.

A. cacatuoides is a relatively common aquarium fish and is frequently described and figured in the aquarium literature (e.g. by Goldstein [1973: 104, 124, 125 upper photo only]; Staeck [1974: 191, Fig. 134; 1977: Fig. 49]).

Apistogramma agassizii

Geophagus (Mesops) Agassizii (pt) Steindachner, 1875. Sber. K. Akad. Wiss. Wien 71: 111.

Lectotype. NHMW 23484 — ♂, 39.3 mm SL. (By present designation.)

Type-locality. Manacapuru (Estado do Amazonas, Brazil; 3°16'S 60°37'W).

Diagnosis (revised). Length of head 29.5–38.4 %, body depth 26.8–35.5 % of SL. CP length 71.7–111.1 % of CP depth. D. XV.6–8, XVI.5–7.i, XVII.6–7, A. (II.6), III.5–7, IV.—. Squ. long. 22–24. Rakers 0–4: Preoperculum occasionally serrate (2–33 denticuli). Dorsal fin without produced lappets. Caudal fin with a median streamer in adult males, rounded in females and young. Lateral spot occasionally absent in adult males. Abdominal stripes in at least upper Solimões and Lago Tefé populations, in females and young males. Pectoral spot small. No caudal spot. Midventral stripe occasionally present. Bars only in juveniles. No chest blotch. Dorsal fin dark anteriorly. Caudal fin with extension of lateral band along middle; in females and young males usually spotted on middle rays; in adult males a broad dark distal seam. (226 specimens of both sexes, 11.5–41.9 mm SL).

Bibliography

- Geophagus (Mesops) Agassizii* (pt) Steindachner, 1875: 111 (protolog, detailed descr., no types des.; locs.: Curupira; Cudajas [NHMW 23519–23529 = *A. sp.*]; Rio Puty [? NHMW 17761]; Lago Maximo; See Manacapuru [? NHMW 23478–23484]), pl. 8, figs. 2, 2 a, 2 b (sketches of male in lateral aspect, outline of head in dorsal aspect, and a scale).
- Geophagus (Mesops) agassizii* Eigenmann & Eigenmann, 1891: 70 (in list of taxa of South American freshwater fishes; name, distr.; ref. Steindachner [1875]).
- Biotodoma Agassizii* Pellegrin, 1904: 187 (brief descr., pt. cop. Steindachner [1875]; specimen from "Amazone" [syntype?]; *Acara punctulata* Günther, in part doubtful synonym; new comb.).
- Heterogramma Agassizii* Regan, 1906 a: 62 (brief descr.; no specimens; cop. Steindachner [1875]; new comb.).
- Heterogramma agassizii* von Ihering, 1907: 323 (brief descr.; no specimens; cop. Regan [1906 a]).
- Heterogramma agassizii* Regan, 1908: 371 (relationship to *H. steindachneri* Regan, noted).
- Heterogramma agassizii* Eigenmann, 1910: 478 (in list of taxa of tropical and south temperate American freshwater fishes; name, distr.; ref. Pellegrin [1904]).
- Heterogramma agassizi* (pt) Haseman, 1911 b: 357 (brief descr.; locs.: Manaus [FMNH 54161]; Santarem [FMNH 54162]), pl. 64 (retouched monochrome photo of Manaus specimen in lateral aspect).
- Apistogramma agassizii* Regan, 1913: 282 (in list of species in the genus; name, distr.; new comb.), 283 (difference from *A. pertense* (Haseman)).
- Heterogramma agassizi* A. de Miranda Ribeiro, 1915: 46 (brief descr., abstracted from Steindachner [1875]).

- Apistogramma Agassizii* Pellegrin, 1936: 56 (example of *A. spp.* kept in aquarium in Europe, cit. Rachow, 1928: Handbuch der Zierfischkunde, Stuttgart, p. 170).
- Apistogramma agassizii* Ahl, 1939: 82 (related to *A. reitzigi* Ahl; list of dissimilarities).
- Apistogramma agassizii* Fowler, 1954: 273 (bibliography), Fig. 860 (sketch of male in lateral aspect, based on pl. 8, fig. 2 in Steindachner [1875]).
- Apistogramma agassizii* Meinken, 1961 a: 135 (presence in Letitia [= Leticia, Colombia] area indicated).
- Apistogramma agassizii* Meinken, 1962 b: 142 (in key-like list of *Apistogramma spp.*; distr.; no ref.).
- Apistogramma gibbiceps* (pt), Meinken, 1969 b: 91 (protolog, detailed descr.; loc.: Brasilien, wahrscheinlich Gebiet des Rio Negro; two of the paratypes: SMF 9447—9448), Abb. 2 (monochrome photo of female [= male], in lateral aspect [SMF 9448]).
- Apistogramma agassizii* Meinken, 1969 c: 166 (note on geogr. distr.).
- Apistogramma agassizii* Knöppel, 1970: 309 (specimens from Lago Calado; brief descr.; stomach contents).
- Apistogramma agassizii* Vandewalle, 1973: 280 (in tab.; caudal osteology, [IRSNB 15.788 pt]).
- Apistogramma agassizii* Gosse, 1976: 23 (in synonymy).

Etymology. *agassizii* for Prof. Jean Louis Rodolphe Agassiz (1807—1873), scientific leader of the Thayer Expedition which collected the type-series. Not explained explicitly by Steindachner.

Material

- Lectotype.** NHMW 23484 — ♂, 39.3 mm. Brasil (Amazonas), Manacapuru (3°16'S 60°37'W). [1865—1866. Leg. Thayer Expedition.]
- Paralectotypes.** ? MCZ 16029 — 3 ♀, 14.0, 18.6, 19.2 mm. Brasil (Pará), Óbidos (1°52'S 55°30'W). [1865—1866.] Leg. Thayer Expedition.
 NHMW 23446—23448 — 3 ♂, 30.7, 32.4, 34.7 mm. Brasil (Amazonas), Silves, Lago Saraca (2°48'S 58°08'W). [1865—1866. Leg. Thayer Expedition.]
 NHMW 23478—23483 — 6 ♂, 32.8, 32.9, 33.5, 33.5, 34.3, 35.8 mm. Same data as lectotype.
 ZMK 130 — ♂, 28.9 mm. "Amazonfloden". Rec. 1875.05.01. Ded. NHMW. [1865—1866. Leg. Thayer Expedition.]
- Specimens.** FMNH 54161 (CM 2729) — ♂, 34.4 mm. Brasil (Amazonas), near Manaus, Igarapé de Cachoeira Grande (appr. 3°06'S 60°00'W = Manaus). 1909.11.30. Leg. J. D. Haseman (ECMCSA 3156—3158).
 FMNH 54162 (CM 2730 a—b) — 2 ♂, 20.5, 23.9 mm; ♀, 22.3 mm; 3 sex indet., 12.3, 13.0, 13.1 mm. Brasil (Pará), R. Tapajós, Igarapé de Jaura (appr. 2°26'S 54°41'W = Santarem). 1909.12.11. Leg. J. D. Haseman (ECMCSA 3256—3271).
 IRSNB 15.788 — 40 ♂, 21.5, 24.3, 25.2, 26.4, 27.0, 27.2, 27.5, 27.8, 27.8, 27.9, 28.2, 28.3, 28.4, 28.4, 28.5, 28.6, 28.7, 28.7, 28.8, 29.0, 29.0, 29.3, 29.4, 29.6, 29.7, 29.8, 29.8, 30.2, 30.5, 30.6, 31.2, 31.9, 32.2, 32.4, 32.5, 32.9, 33.6, 33.8, 34.3, 34.7 mm; 25 ♀, 16.8, 17.6, 18.6, 19.2, 20.1, 20.3, 20.6, 20.7, 21.5, 22.4, 23.7, 24.1, 25.4, 25.4, 26.3, 26.6, 27.1, 27.5, 28.0, 28.8, 29.5, 29.8, 29.9, 29.9, 31.7 mm; 32 sex indet., 17.0, 17.7, 18.3, 18.5, 19.6, 19.7, 19.8, 21.1, 21.9, 22.0, 22.1, 22.3, 22.3, 22.4, 22.4, 22.5, 22.7, 23.4, 23.6, 23.7, 24.7, 25.0, 25.4, 27.1, 28.0, 28.5, 28.7, 29.0, 29.0, 30.1, 30.5, 34.9 mm. Brasil (Amazonas), R. Jacitara, Igarapé (3°14'S 60°44'W). 1962.11.12. Leg. S. M. le roi Léopold de Belgique & J.-P. Gosse (IMA 1962: Sta. 9).

- IRSNB 15.789 — 15 ♂, 15.9, 21.3, 22.0, 24.6, 24.6, 27.0, 27.2, 28.9, 29.4, 29.5, 30.8, 31.7, 32.1, 32.4, 34.4 mm; 6 ♀, 18.3, 18.5, 19.3, 23.4, 23.5, 28.8 mm; sex indet., 29.9 mm. Brasil (Amazonas), Lago Tefé, Igarapé do Ananas (3°27'S 64°47'W). 1962.11.19. Leg. S. M. le roi Léopold de Belgique & J.-P. Gosse (IMA 1962: Sta. 13).
- IRSNB 15.790 — ♂, 20.8 mm. Brasil (Pará), Santarem, Igarapé Mapiiri (2°26'S 54°42'W). 1963.11.20. Leg. G. Marlier (Sta. 145).
- IRSNB 15792 — ♂, 31.0 mm. Brasil (Amazonas), R. Preto da Eva, Igarapé Tapaiuna, igapo (3°08'S 59°18'W). 1964.01.28. Leg. G. Marlier (Sta. 186).
- IRSNB 15.793 — ♂, 23.6 mm. Brasil (Amazonas), alto R. Preto da Eva (3°08'S 59°18'W). 1964.02.28. Leg. G. Marlier (Sta. 196).
- IRSNB 15.794 — sex indet., 19.2 mm. Brasil (Amazonas), Lago Jari (5°07'S 62°21'W). 1964.03.26. Leg. G. Marlier (Sta. 217).
- MCZ 52159 — 2 ♂, 21.5, 24.7 mm; ♀, 20.7 mm. Colombia (Amazonas), R. Pichuna (appr. 4°S 70°W [label]). 1976.12.02. Leg. W. L. Fink (WLF 76—9).
- NHFW 17762 — ♂, 28.3 mm. Brasil (Pará), Santarem (2°26'S 54°41'W). 1913. Leg. J. D. Haseman.
- NHFW 17765—17773 — 8 ♂, 25.5, 26.2, 28.4, 29.3, 29.8, 31.1, 31.3, 41.9 mm; 4 ♀, 21.8, 24.9, 26.3, 28.2 mm; 3 sex indet., 11.5, 13.2, 18.8 mm. Brasil (Pará), Santarem (2°26'S 54°41'W). 1913. Leg. J. D. Haseman.
- NRM 11274 — ♂, 31.1 mm. Perú (Loreto), R. Yavari, Caño Piraña (? 4°12'S 70°17'W). 1971.09.06. Leg. T. Hongslo (VIT 3B).
- NRM 11275 — 9 ♂, 22.0, 22.0, 22.3, 23.0, 23.5, 24.5, 25.0, 26.5, 29.8 mm; 7 ♀, 15.8, 16.7, 19.2, 21.3, 21.6, 21.9, 22.3 mm; sex indet., 18.0 mm. Perú (Loreto), R. Yavari, Lago Matamata, caño estero (4°12'S 70°17'W). 1971.09.04. Leg. T. Hongslo (VIT 3A).
- NRM 11276 — 2 ♂, 31.2, 31.5 mm; 2 ♀, 24.7, 28.2 mm. Perú (Loreto), Pau-Mari, Caño "Buraco da Lucia" (4°12'S 70°17'W). 1971.09.14. Leg. T. Hongslo (VIT 6).
- NRM 11277 — ♂, 27.7 mm; ♀, 26.7 mm; sex indet., 21.6 mm. Perú (Loreto), Pau-Mari, Lago Guariba, caño (4°12'S 70°17'W). 1971.09.13. Leg. T. Hongslo (VIT 8).
- NRM 11278 — ♂, 35.6 mm. Brasil (Amazonas), Coiava, Igarapé (2°57'S 68°14'W). 1971.10.05. Leg. T. Hongslo (VIT 25).
- NRM 11279 — ♂, 21.0 mm; ♀, 20.4 mm. Brasil (Amazonas), Coiava, Cotje Comprido (2°57'S 68°14'W). 1971.12.10. Leg. T. Hongslo (VIT 35).
- NRM 11280 — ♂, 33.6 mm. Brasil (Amazonas), Coiava, Cotje Simpatia (2°57'S 68°14'W). 1971.12.21. Leg. T. Hongslo (VIT 38).
- SMF unreg. — 16 ♂, 22.5, 22.5, 22.6, 23.0, 25.3, 25.4, 26.0, 26.9, 27.6, 27.9, 29.2, 29.3, 30.7, 31.4, 32.1, 35.2 mm; 11 ♀, 19.2, 19.2, 19.8, 20.0, 20.4, 20.8, 20.9, 21.4, 23.0, 23.6, 23.7 mm. Brasil (Amazonas), Igarapé Preto (mouth appr. 3°54'S 69°23'W). [1960.12.]. Leg. H. Schultz.
- SMF unreg. — ♂, 22.1 mm; 4 ♀, 17.7, 20.8, 22.2, 22.3 mm; 2 sex indet., 18.7, 22.4 mm. Brasil (Amazonas), Manacapuru (3°16'S 60°37'W). 1925.07. Leg. W. Ehrhardt.

Material not used in the following description includes BMNH 1925.10.28: 414—419 (6 specimens, Manacapuru, Leg. W. Ehrhardt, 1924), BMNH 1926.10.27: 470—475 (7 specimens, Monte Alegre [Brazil, Estado do Pará], Leg. C. Ternetz, 1925), NHMW 17761 (1 specimen, "Rio Puty", origin uncertain, see Remarks), SMF 9447—9448 (2 specimens, "Brasilien", Ded. W. Schwartz, paratypes of *A. gibbiceps* Meinken), and numerous aquarium specimens (pers. coll., SMF, AMNH, BMNH, MNHN).

Paralectotypes include also the following: NHMW 23519—23529 (9 ♀, 17.2, 19.2, 21.5, 21.8, 22.3, 23.3, 24.7, 28.8, 30.2 mm. Brasil (Amazonas), Codajás. [1865—1866. Leg. Thayer

Expedition.] An underscribed, slender species.) and NHMW 23552 (♂, 34.8 mm; ♀, 22.1 mm. Brasil (Pará), Villa Bella. [1865—1866. Leg. Thayer Expedition.] Another slender, undescribed species.).

Only part of the syntype-material has been reexamined. More paralectotypes are at the NHMW and, probably, at several other museums.

Description

Body elongate. Head moderately elongate. Predorsal contour gently arched or arched to between orbits, straight rostrally. Preventral head contour about as steep, nearly straight or gently arched. Snout shape varying, from rounded to nearly pointed, profiles about equal or dorsal steeper, arched or straight. Orbit tangential or subtangential. Tip of maxilla exposed, to anterior margin of orbit or slightly behind. Preoperculum serrate in 30 specimens: 6 (IRSNB 15.792), 2—33 (11 specimens, IRSNB 15.788), 3—12 (5 specimens, SMF unreg., Manacapuru), 8 and 28 (2 specimens, MCZ 16029), 3, 5, and 22 (3 specimens, SMF unreg., Igarapé Preto), 8 (1 specimen, NRM 11276), 3—23 (6 specimens, NRM 11275), and 5 denticuli (1 specimen, NRM 11279).

Predorsal scales cycloid, laterally to line between dorsal fin origin and dorsal tip of preoperculum vertical limb, or margin of orbit superoposteriorly. Posterior cheek and dorsal opercular scales ctenoid. Squ. prd. (8) 9—12; squ. prv. (7) 8—12(13). Upper lateral line usually with terminal pores, frequently 1—3 subserial pores or a subserial canal. Lower line usually with anterior pores; a pore or canal on caudal fin in 93 of 290 lines. $1/5$ to more than $1/3$ of caudal fin scaled; squ. caud. 3—9; outer cycloid or all ctenoid.

Dorsal spines increasing in length to last. Lappets moderately long, pointed, none produced. Soft part pointed, in large males produced, filamentous extension to at most end of caudal fin, in females shorter, at most to middle of caudal fin; differentiation of dorsal fin shape at about 23 mm SL. Soft anal fin similar, but usually shorter. D. XV.6(12), XV.6.i(13), XV.7(44) XV.7.i(2), XV.8(1), XVI.5(1), XVI.5.i(4), XVI.6(44), XVI.6.i(27), XVI.7(64), XVI.7.i(1), XVII.6(5), XVII.6.i(1), XVII.7(1), XV.?(2), XVI.?(1), ?7(1), ?.(2). D_{tot} 21 (13), 22 (105), 23 (99), 24 (3). A. II.6(1), III.5(7), III.5.i(4), III.6(172), III.6.i(23), III.7(13), III.?(4), IV.?(1), ?.(1). A_{tot} 8(8), 9(176), 10(36). Pectoral fin to vent. Ventral fin pointed, in large males produced, filamentous elongation of first ray to at most end of anal fin base, in females and young first ray somewhat extended, to about anal fin origin at most. Caudal fin in males from about 25 mm SL with elongated middle rays: rays gradually longer from the marginal to the middle which produced, both or either in large males filamentous. The pear-shaped portion occupies in adult males $1/2$ or more of the total fin length, and the length of the fin may be $2/3$ of the total length of the fish. In females and young males caudal fin rounded.

Dentition biserial in juveniles, outer series of about 40 teeth (upper jaw) or 45 teeth (lower jaw), inner short, in lower jaw symphyseal, in upper not as long as outer. In adults triserial dentition, but middle series in both jaws very short.

Outer series of 40–65 teeth in upper jaw, about 50–55 in lower jaw; innermost series in upper jaw of length of outer, in lower jaw usually much shorter, occasionally approaching length of outer. In large specimens the anteriormost teeth in both jaws may be considerably stronger than the rest and are also wide-spaced, appearing canine-like.

Colouration: Yellowish to brownish yellow, with brown markings. Not conspicuously countershaded, but paler ventrally; no pattern of dark scale-edges.

Juvenile (about 12–15 mm SL) pattern somewhat subdued. Bars rather broad, to ventral body edge, not forming spots on back. There is a lateral spot, and may be present also a spot in Bar 2. The lateral band is expressed chiefly where crossing the bars. Head stripes all present and well-developed. No caudal or pectoral spot, or midventral stripe. Two stripes of dots from each edge of the base of the pectoral axilla to caudal peduncle. Fins colourless, except dark anterior dorsal membranes and a black line along dorsal fin base.

Larger specimens lose the bars on the flanks, and the nape and back close to dorsal fin becomes more or less uniformly dark with sharp lower limit.

Lateral band from moderately wide postorbital stripe; even-edged, about $1\frac{1}{2}$ –2 scales wide, to caudal fin base, above and on lower lateral line; may be fainter in males than in females of same lot. Lateral spot very intensely pigmented in females, may even be absent (faded) in males; round, not outside band.

Superorbital stripe often absent, at least faint; suborbital stripe moderately wide, short. Pectoral spot small. No abdominal stripes generally, but in many females and young males (less than 25 mm SL) from Lago Tefé and the upper Solimões area with weak narrow lines on ventral flanks: one from upper edge of pectoral axilla to caudal peduncle (wider than those below), second from about lower edge of axilla, third on a scale-series distance below, and fourth from origin of ventral fin to middle of spinous anal fin base. Midventral stripe not always present in females, occasionally in males, narrow, at most to ventral fin bases. No caudal spot, but lateral band continued on caudal fin.

Dorsal fin in males dusky, basally dark, edge white, soft part darker, 0 (–3) terminal spot-stripes. In females dark close to base, rest dusky to almost colourless, lappets basally dark, distally colourless. Anterior two membranes dark in both sexes. Anal fin whitish or clear, with broad dark seam, more intensely pigmented in males. Ventral fin in males white; in females also, but not always, a black spot near base, or first ray and membrane black. Caudal fin in males from about 22 mm SL: The lateral band continues along the middle portion, narrowing to tip, darker than on body. The edge formed by the ray tips has a broad dark seam. Generally the rest of the fin is colourless, whitish or yellowish, but, especially in younger males, an oblique intermediate band or traces of spotting may be present. Caudal fin in females more or less colourless to whitish, band continued on scaled part or little farther, not always spotted along middle for about $\frac{2}{3}$ of fin length (3–4 indistinct cross-stripes), margin usually with narrow dark seam. Young males like females.

Table 10. Morphometry and meristics of *Apistogramma agassizii*. For explanation, see Tab. 5.

	n	Range	$\bar{x}$	$s_{(\bar{x})}$	s^2
Measurements					
Head length	218	29.5— 38.4	32.7	0.09	1.83
Head depth	218	22.8— 28.8	25.1	0.07	1.14
Head width	218	13.3— 17.7	15.5	0.05	0.58
Body depth	218	26.8— 35.5	30.9	0.10	2.09
Orbit diameter	219	10.5— 15.1	12.5	0.06	0.73
Snout length	218	4.2— 7.6	5.8	0.04	0.39
Cheek depth	216	3.0— 8.4	5.7	0.05	0.52
Interorbital width	218	5.3— 8.9	7.0	0.03	0.26
Preorbital depth	210	1.3— 3.0	2.2	0.02	0.08
Dorsal base	212	53.5— 65.1	59.3	0.14	4.33
Anal base	209	16.6— 23.8	19.0	0.09	1.63
CP depth	217	12.3— 17.9	14.7	0.06	0.70
CP length	217	10.8— 16.0	13.1	0.06	0.78
Last D spine	206	12.0— 22.1	16.2	0.12	2.76
Last A spine	216	12.4— 19.4	16.5	0.08	1.39
CP/CP	216	71.7—111.1	89.9	0.53	60.72
Counts					
Squ. long.	187	22—24	23.3	0.04	0.35
Ll ₁ (c)	204	0—18	12.3	0.13	3.42
Ll ₁ (cp)	200	8—19	15.1	0.08	1.15
Ll ₂ (c)	169	0— 8	4.0	0.11	2.22
Ll ₂ (cp)	166	4— 9	6.8	0.06	0.68
Cheek scales	223	1— 3	2.3	0.04	0.29
Squ. op.	90	9—17	13.1	0.19	3.11
Squ. sop.	135	3— 9	5.3	0.08	0.83
Squ. iop.	218	1— 4	2.9	0.03	0.15
D spines	223	15—17	15.7	0.04	0.27
D _{tot}	220	21—24	22.4	0.04	0.39
A _{tot}	220	8—10	9.1	0.03	0.18
P	224	10—12	11.4	0.03	0.25
Rakers	221	0— 4	1.6	0.05	0.48
Serrations	224	0—33	1.2	0.28	17.13

Size

The largest male is 41.9/64.4 mm (NHMW 17765—17773), the largest female 31.7/about 40 mm (IRSNB 15.788).

Geographical distribution

A. agassizii has the greatest range of the species in this genus, besides *A. trifasciata* (R. Paraguay + R. Guaporé). It is found only near the mainstream R. Ama-

zonas, however, eastwards to Santarem on the right bank, Monte Alegre on the left bank (to c.54°W), westwards to R. Pichuna and the lower course of the R. Yavari (to little beyond 70°W). It appears to be absent from the R. Negro and the R. Madeira, but is present in the lower reaches of the R. Yavari, R. Içá, and R. Tapajós systems.

Ecology

Marlier (1965, 1967) gave some data on the limnology of the black water Terra firme lakes Lago Rio Preto da Eva and Lago Jarí. The former makes up the middle part of the R. Preto da Eva, which is an affluent of the R. Amazonas little downstream Manaus. The Lago Jarí is on the lower R. Purus.

Geisler (1967) described Igarapé Preto water, but it is not known in which habitat the *A. agassizii* from this brook were collected (see also p. 00, this paper).

Knöppel (1970) examined the stomach contents of 12 specimens from Lago Calado, a várzea lake near Manacapuru (fish from clear water). He found Hydracarina, insect larvae, copepods, and fruits, but predominantly plant matter and detritus.

Hongslo gives the following habitat information: VIT 8: slow-flowing brook, surrounded by high-grown forest. Turbid water (beige). Air temperature c. 31°C; VIT 6: brook with slow-flowing turbid water. Rain-forest; VIT 8: brook with clear, colourless water, relatively strong current (*Paracheirodon innesi* (Myers) [Characidae] was also caught here); VIT 25: brook with clear, tea-brown water, surrounded by high-grown forest. Current very slow.

A. agassizii thus appears to be an inhabitant of smaller lakes and brooks of both clear and darker water types.

A 12.3 mm specimen collected near Santarem in December (FMNH 54162) suggests that the species breeds there in November. The 15.9 mm Tefé specimen (IRSNB 15.789) from November places breeding in September or October in that area. The 15.8 mm R. Yavari specimen (NRM 11275) from early September suggests reproduction in July or August. It appears possible that the species breeds from May/June to November, i.e. during the dry season.

Sympatric *Apistogramma* spp. include *A. pertensis* (Igarapé Mapiri, R. Preto da Eva, Manacapuru), *A. cactuoides* (Caño Piraña), *A. bitaeniata* (? Igarapé Preto, Lago Tefé), *A. sp.* (Igarapé Preto), *A. sp.* (Cotje Simpatia), *A. sp.* (Pau-Mari), and another *A. sp.* (Cotje Comprido). *A. pertensis* and *A. bitaeniata* juveniles are very similar to *A. agassizii* juveniles, the other species quite different at all ages.

Remarks

The specimen from "Rio Puty" (NHMW 17761) is possibly a specimen referred to by Steindachner (1875), leg. O. St. John. It would then originate from the R. Poti (Estado do Piauí, Brazil). It is 46.6 mm SL, and not well preserved. It agrees rather well with the other *A. agassizii* examined. I have excluded this specimen from the description because of doubts about the origin (zoogeographical considerations, and a *Corydoras* specimen [Callichthyidae] with the same registration number, possibly being *C. agassizii*, anyway labelled *Heterogramma agassizii*), and because if it is a very similar species actually from the R. Poti the remains do not suffice to separate it from *A. agassizii* of the R. Amazonas. I am also doubtful whether it is a syntype, the number suggesting rather that it is from Haseman's collection (R. Amazonas, R. Negro, R. Branco, 1913).

Although the geographical distribution covers a rather large area, and the distance between the easternmost and westernmost populations is considerable for a species of this genus, there appear to be no significant differences between the populations. It may be noted only that abdominal stripes are present above all in the upper Solimões specimens, but absent in the lower Amazonas material.

Meinken (1969) has the most recent opinion on the relationships of *A. agassizii*, and considers it close to *A. gibbiceps*. However, none of the characters listed by him as uniting the two seems to be of any relevance (general body shape, scale counts, well-developed lateral line, proximity of lateral line to dorsal fin, single-pointed caudal fin). *A. gibbiceps* is quite different in finnage, body shape, colour pattern, number of operculum scales (8–9; in *A. agassizii* 9–17), fewer dorsal spines (14–15, $\bar{x}$ = 14.9; in *A. agassizii* 15–17, $\bar{x}$ = 15.7). It has also, as pointed out by Meinken, a longer snout (5.9–8.6 % of SL, $\bar{x}$ = 7.6; in *A. agassizii* 4.2–7.6, $\bar{x}$ = 5.8 %). On the whole, it appears difficult to confuse the two species, although Meinken did that anyway, and since *A. gibbiceps* males do not have the same caudal fin shape as *A. agassizii* males, the only strong argument for relationship is eliminated. *A. gibbiceps* seems rather to be a relative of *A. personata*.

The species closest to *A. agassizii* appears to be *A. bitaeniata*. Meristically and morphometrically it is hardly different, differing, however, slightly in caudal peduncle proportions (85.0–114.3 %, $\bar{x}$ = 96.0 %; in *A. agassizii* 71.7–111.1 %, $\bar{x}$ = 89.9 %), and in the generally fewer cheek scale series ($\bar{x}$ = 1.9; in *A. agassizii* $\bar{x}$ = 2.3). The main difference is in the colouration of the lower flanks and the fins, as well as in the adult male finnage.

From *A. pertensis*, *A. agassizii* may be distinguished by the colour-pattern, and more preventral scales (usually), from *A. geophyra* and *A. pulchra* by the different caudal fin pattern. From *A. elizabethae* it is readily separated by the colour-pattern.

A. agassizii was imported to Germany as aquarium fish already in 1909 (Holly et al.: 76/77), and is often described and figured in aquarium literature (e.g. by Goldstein [1973: 120, 127 lower photo], and Staeck [1974: 190, Fig. 133]).

The lectotype is a large male in rather good condition considering its age. It is soft and somewhat faded, but very much resembling the specimen figured by Steindachner (1875). The label gives "Manacapourou" for locality. Steindachner (1875) did not mention Manacapuru among his localities, but the See Manacapuru is listed, and this may be the true type-locality.

Apistogramma bitaeniata

Apistogramma pertense var. *bitaeniata* Pellegrin, 1936. Bull. Soc. natn. Acclimat. Prot. Nat. Paris 83: 56.

Lectotype. MNHN 35-34 — ♂, 36.7 mm SL. (By present designation.)

Type-locality. Colombia (Amazonas), environments of Leticia (emended; see p. 102).

Diagnosis (revised). Head length 32.8–36.8 %, body depth 27.6–34.2 % of SL. CP length 85.0–114.3 % of CP depth. D. XV.6–7, XVI.6–7. A. III.5–6.i. Squ. long. 23–24. Rakers 1–3. Preoperculum rarely serrate. Dorsal fin with produced anterior lappets in adult males. Caudal fin with dorsal and ventral extensions in adult males, rounded in females and young. Lateral spot and pectoral spot present. Abdominal stripes form a band. No caudal spot. Midventral stripe in females. Bars faint. No chest blotch. Dorsal fin dark anteriorly. Caudal fin with or without small spots, or with 4–5 vertical spot-stripes. (22 specimens of both sexes, 13.8–32.5 mm SL.)

Bibliography

- Apistogramma pertense* var. *bitaeniata* Pellegrin, 1936:56 (protolog, descr.; syntypes MNHN 35-34 and 35-35, from Rio Madeira [Brésil]).
Apistogramma pertense bitaeniata Blanc, 1962: 203 (lists type-specimens).
Apistogramma klawewitzi Meinken, 1962: 138 (protolog, descr.; holotype SMF 5526, 5 paratypes SMF 5527–5531, from Brasilien, oberer Rio Solimões, Igarapé Preto), Figs. 1–2 (habitus sketches of holotype and female paratype in lateral aspect), 141 (in key-like list of *Apistogramma* spp.).
Apistogramma kleei Meinken, 1964: 293 (protolog, descr.; holotype [USNM 199593], 2 paratypes [USNM 199594], no loc.), 3 figs. p. 295 (habitus sketches of male and female in lateral aspect, head showing lateralis pores).

Etymology. *bitaeniata* from *bi-* (Lat. prefix, two-, and *taeniatus*, (Lat. adj. of *taenia*), banded, i.e. with two bands, referring to the lateral band and the band below it. Not explained by Pellegrin.

klawewitzi: "zu Ehren von Herrn Dr. Wolfgang Klawewitz, Ichthyologe am Senckenberg-Museum, der mir das Untersuchungsmaterial freundlichst zur Verfügung stellte." (Meinken, 1962).

kleei for Dr. Albert J. Klee (Cincinnati, Ohio, USA), biologist and aquarist, donor of the type-specimens.

Material

- Lectotype.** MNHN 35-34 — ♂, 36.7 mm. "Rio Madeira (Brésil)". [1934.] Leg. Rabot [= A. Rabaut]. Ded. Fumerand. (Not included in the description.)
- Paralectotype.** MNHN 35-35 — ♂, 32.2 mm. Same data as lectotype. (Not included in the description.)
- Specimens.** IRSNB 18.597 — 9 ♂, 14.8, 17.3, 18.8, 21.2, 25.3, 27.9, 28.3, 29.0, 31.6 mm; 5 ♀, 14.5, 17.3, 18.5, 20.0, 24.0 mm; 2 sex indet., 13.8, 14.9 mm. Brasil (Amazonas), Lago Tefé, Igarapé do Ananas (3°27'S 64°47'W). 1962.11.19. Leg. S. M. le roi Léopold de Belgique & J.-P. Gosse (IMA 1962: Sta. 13).
SMF 5526 — ♂, 32.5 mm. Brasil (Amazonas), Igarapé Preto (mouth appr. 3°54'S 69°23'W). [1960.12.]. Leg. H. Schultz. — Holotype of *A. klausewitzi* Meinken.
SMF 5527—5531 — 2 ♂, 26.7, 28.5 mm; 3 ♀, 24.4, 24.8, 25.3 mm. Same data as SMF 5526 — Paratypes of *A. klausewitzi* Meinken.
USNM 199594 — ♂, 44.5 mm; ♀, 30.2 mm. No locality. [Ded. A. J. Klee.] — Paratypes of *A. kleei* Meinken. (Not included in the description.)

In addition I have examined two specimens MNHN 35-293 and 35-294, 41.1 and 42.4 mm, from "Brésil", leg. (ded.?) J. Marnier, probably of the same origin as the type-specimens and determined by Pellegrin. I have also seen several aquarium specimens, usually called *A. kleei* (SMF, pers. coll.). The holotype of *A. kleei* (USNM 199593) was not reexamined; it is figured by Meinken (1964), and is most probably of the same species as the paratypes. The types of *A. bitaeniata* and *A. kleei* appear to be import or aquarium specimens, and are therefore excluded from the principal description.

Description

The *A. klausewitzi* type-series is in excellent condition, the IRSNB material less good, the flanc and gill-cover scaling only more or less complete (too many specimens packed too tightly?).

Body elongate. Head elongate. Predorsal contour gently arched or straight descending, a moderate curvature on snout. Preventral head contour gently arched or almost straight, about as steep as predorsal. Snout roundish, contours convex, equal. Orbit tangential. Tip of maxilla exposed, to little behind anterior margin of orbit. Preoperculum serrate in four Lago Tefé specimens (7, 13, 14, 16 denticuli).

Predorsal scales cycloid laterally to line from dorsal fin origin to dorsal tip of preoperculum or orbital rim little above horizontal orbit diameter. Dorsal opercular, with exceptions dorsal subopercular, and posterior cheek scales ctenoid. Squ. prd. 8–10; squ. prv. 8–13. Upper lateral line with 0–5 terminal pores and frequently 1–3 subserial pores; lower with 0–6 pores; in 8 specimens a caudal canal or pore on both or one side. 1/4 to 1/3 of caudal fin scaled; squ. caud. 3–7; outer scales cycloid or ctenoid.

Dorsal spines subequal in length from 4th, 5th, or 6th, slightly increasing to last. Lappets in adult males (21 mm and larger) modified: 3rd, 4th (longest), and 5th prolonged, twice spine lengths, the rest moderately long, pointed; modifica-

tion stronger in holotype of *A. klausewitzii* in which all lappets prolonged from 2nd (twice spine length), 3rd three times spine length, 4th through 6th longest, from 9th prolongation moderate. In females moderately long lappets, pointed. Soft fin in males pointed, produced to at most end of principal caudal fin. In females soft fin bluntly pointed, to about 1/4 of caudal fin. Soft anal fin similar. D. XV.6(1), XV.6.i(4), XV.7(2), XVI.6(4), XVI.6.i(2), XVI.7(9). D_{tot} 21(1), 22(10), 23(11). A. III.5(2), III.5.i(2), III.6(17), III.6.i(1). A_{tot} 8(2), 9(19), 10(1). Pectoral fin to about vent. Ventral fin pointed; in adult males longer, with extended first ray to at most 1/3 of caudal fin; in females with but short extension, to end of spinous anal fin base. Caudal fin in adult males truncate with rounded corners, ray 5, supported by ray 4, and ray 12, supported by ray 13, extended, extensions up to as long as 1/2 of length of principal fin. Caudal fin rounded-subtruncate in females.

Table 11. Morphometry and meristics of *Apistogramma bitaeniata*. For explanation, see Tab. 5.

	n	Range	$\bar{x}$	$s_{(\bar{x})}$	s^2
Measurements					
Head length	22	32.8— 36.8	34.5	0.25	1.39
Head depth	22	22.5— 26.5	24.4	0.24	1.26
Head width	22	14.2— 17.4	15.9	0.21	0.97
Body depth	22	27.6— 34.2	30.5	0.35	2.68
Orbit diameter	22	12.0— 14.9	13.4	0.17	0.64
Snout length	21	4.3— 7.4	5.8	0.15	0.48
Cheek depth	22	3.4— 7.1	4.8	0.19	0.82
Interorbital width	22	6.3— 8.3	7.0	0.10	0.20
Preorbital depth	18	1.9— 2.8	2.2	0.06	0.05
Dorsal base	21	53.2— 61.0	57.5	0.49	5.09
Anal base	20	16.9— 20.1	18.7	0.19	0.69
CP depth	22	12.3— 15.0	13.8	0.17	0.61
CP length	22	11.6— 15.5	13.3	0.20	0.92
Last D spine	21	13.4— 20.3	15.5	0.36	2.67
Last A spine	22	14.5— 18.9	17.0	0.24	1.30
CP/CP	22	85.0—114.3	96.0	1.63	58.38

Counts

Squ. long.	14	23—24	23.6	0.13	0.25
LL ₁ (c)	18	8—15	12.3	0.39	2.68
LL ₁ (cp)	20	14—17	15.1	0.16	0.52
LL ₂ (c)	13	1— 5	3.8	0.39	2.03
LL ₂ (cp)	11	6— 8	6.8	0.18	0.36
Cheek scales	22	1— 3	1.9	0.09	0.18
Squ. op.	7	12—16	13.7	0.47	0.57
Squ. sop.	16	4— 6	4.9	0.18	0.52
Squ. iop.	22	3	3.0		
D spines	22	15—16	15.8	0.09	0.18
D_{tot}	22	21—23	22.5	0.13	0.36
A_{tot}	22	8—10	9.0	0.08	0.14
P	22	11—12	11.5	0.11	0.26
Rakers	22	1— 3	1.8	0.15	0.47
Serrations	22	0—16	2.3	1.10	26.49

Dentition triserial in both jaws, sometimes serial arrangement confused anteriorly. Outer series of 40–60 teeth in upper jaw, about 45–50 in lower jaw. Inner series of lower jaw both short, in upper jaw innermost series of larger males almost as long as outermost. In large males a tendency for the outer teeth to become canine-like anteriorly.

Colouration: Pale yellowish to whitish, young specimens uniformly pale brownish with bar interspace spotting. Markings brown. Bars indicated, especially as light interspaces along lateral band, not apparent dorsally except as spots which more or less confluent, along and into dorsal fin base. In large specimens the back spots, extended to the nape, form an uninterrupted dark band along the dorsal fin base. Lateral band from narrow postorbital stripe; $1-1\frac{1}{2}$ scale deep, uneven, to just before caudal fin base, above and on lower lateral line. Lateral spot roundish or elongated, extending little outside band.

Suborbital stripe moderately wide, faint; superorbital stripe to occiput, sometimes indistinct. Pectoral spot present. Females with narrow midventral stripe. Abdominal striping may be absent in the very smallest specimens, fainter than lateral band, when best developed forming an even band, 1 scale deep, from pectoral fin base to caudal fin base. Caudal spot a continuation of lateral band along scaled caudal fin and as streaks along rays of middle of caudal fin (especially in large males), or roundish, extended somewhat distally (small specimens and females).

Dorsal fin clear or dusky, lappets basally dusky, distally clear; anterior 2 membranes black; 0–2 terminal spot-stripes. Anal fin basally clear, distally dusky-seamed; 0–3 terminal spot-stripes. Caudal fin clear, with or without minute spots (adult males) or 4–5 vertical spot-stripes on the middle part (young and females). Ventral fin white or clear in males, spine and adjacent membrane dark in females.

Size

The male holotype of *A. klausewitzi* is 32.5/45.3 mm, the largest Tefé male 31.6/43.0 mm. The largest *A. klausewitzi* paratype female is 25.3/33.6 mm, the largest Tefé female 24.0/31.7 mm. Aquarium specimens, such as the paratypes of *A. kleei* (44.5/60.4 and 30.2/40.6 mm), are commonly larger than these wild specimens. Meinken (1964) gives the lengths 50.5/71.25 mm for the holotype of *A. kleei*, but then his "Körperlänge" probably includes part of the caudal fin, and the "Gesamtlänge" the caudal fin extensions.

Geographical distribution

Known localities include only an igarapé affluent of Lago Tefé, on the upper R. Solimões, and the Igarapé Preto, which empties in the R. Solimões, little downstream the Peruvian border.

Ecology

The chemical characteristics of some parts of the Igarapé Preto were described by Geisler (1967). Water samples from different places showed differences in the chemical properties, at least partially corresponding to the different biotopes recognized by Géry (1965 a, b), in a study of the characoid fauna. Unfortunately it is not known in which particular biotope the *A. bitaeniata* were taken. Geisler classified the water of the drainage as of the clear-black water type, and although in the Amazonian tertiary region it is considerably richer in minerals than similar rivers in Central or Lower Amazônia, owing to the location near the Andes, *Para-cheirodon innesi* (Myers) (Characidae) is found in some parts of the Igarapé Preto system (Géry, 1965 a), and that is relevant to the below expressed doubts about the original type-locality.

Sympatric *Apistogramma* spp. in the Igarapé Preto include *A. agassizii*, and a more deep-bodied species (see p. 88). If these were actually taken with the *A. bitaeniata* I do not know. The Igarapé do Ananas series was taken with 22 *A. agassizii*.

The sympatry of *A. agassizii* and *A. bitaeniata* is interesting since these species are probably closely related. *A. agassizii* grows larger, the male finnage is quite different, and the colour pattern different at least in details, otherwise I find no obvious differences that may suggest, at best, ecological separation. *A. agassizii* has a wide distribution along the mainstream R. Amazonas, whilst *A. bitaeniata* appears confined to the upper Solimões and the Peruvian Amazonas. This distribution suggests that *A. bitaeniata* may be more specialized in environment requirements, and in its optimal habitats more successful than the purportedly more generalized *A. agassizii*.

Remarks

The syntypes of *A. bitaeniata* are in poore condition, more or less faded, with damaged fins. In general they agree with the wild material, although they are very large. The lectotype here selected (slightly better than the second specimen), has 3 cheek scale series, squ. long 24, Ll₁ 8 + 1 pore + 2 + 1 pore + 1 on left side, Ll₂ 3 pores + 4 on right side, D. XVI.7, A. III.5.i, P. 12, rakers 2. The dorsal fin lappets are not conspicuously produced, the 8th longest, nearly as long as the spine; caudal fin shape indeterminable. The paralectotype has 2 cheek scale series, squ. long. 24, Ll₁ 16, Ll₂ 1 pore + 5 + 1 caudal canal, D. XVI.5.i, A. III.5, P. 12, 1 raker. Produced dorsal fin lappets are not apparent, the caudal shape indeterminable.

The *A. kleei* male paratype is in very fine condition. It is 48.5 mm long to end of caudal fin scaling (Meinken's SL), and has 2 cheek scale series, squ. long. 24, Ll₁ 14 + 1 unmodified + 2 subserial canals, Ll₂ 7 + 1 caudal canal, D. XVI.7, A. III.7, P. 11, rakers 3. Dorsal and caudal fins as in wild material; longest dorsal lappet the

4th. The female paratype is also very fine. It has 2 cheek scale series, squ. long 24, L_1 15, L_2 6?, D. XVI.6.i, A. III.5.i, P. 11, rakers 3. The caudal fin shape is as figured by Meinken (1964).

The USNM and MNHN series are probably both import or aquarium material. The type-series of *A. bitaeniata* was collected by Auguste Rabaut and shipped to a French importer of aquarium fishes in 1934 (Pellegrin, 1936). It is indicated, but not stated clearly, by Meinken (1964) that the *A. kleei* type-series is from an aquarium stock. The history of the *A. klausewitzi* is unknown to me, but although surprisingly fine for wild material, there are no indications that these specimens would have been kept in aquarium.

The syntypes very probably did not come from the R. Madeira, the locality given by Pellegrin (1936). Rabaut collected in the Leticia area (Comisaria Amazonas, Colombia), where he found the Neon tetra (*Paracheirodon innesi* (Myers)), which seems to be restricted to the R. Amazonas in Peru and upper R. Solimões affluents. The collecting sites of this species were long kept secret by the first commercial fish collectors that exploited it to prevent competition. If *A. bitaeniata* was collected in the same region, it then seems natural that neither it was labelled with the correct locality. The rediscovery of the species in the upper Solimões adds support to the theory that the syntypes also came from that area, but of course the R. Madeira is insufficiently investigated ichthyologically, and the occurrence of *A. bitaeniata* also in that system is not entirely impossible, only very unlikely. The suggested emendation of the type-locality is equivalent to a description of the area explored by Rabaut.

A. bitaeniata differs from all other described *Apistogramma* spp. in the band on the ventral flanks, is otherwise superficially most similar to *A. agassizii*. Tentatively I consider these two species closely related. They differ from the *pertensis* group in the dark spot anteriorly in the dorsal fin, more complete preventral scaling, and stronger sexual dimorphism in the fin shape.

A. sweglesi Meinken, from the Leticia region is a potential synonym of *A. bitaeniata*. It is, however, very difficult to judge from Meinken's description how they may differ. (See further p. 144). Meinken's creation of two junior synonyms is remarkable, but it should be recalled that a) he obviously was totally unaware of Pellegrin's paper (*A. bitaeniata* not included in the 1962 check-list, neither mentioned in later papers), and b) *A. kleei* is based on aquarium material, which, in part due to the larger size, differs especially in habitus from wild fishes.

This species appears to be identical with the *Apistogramma* "U2", thought to be *A. cactuoides* by Hoedeman (1951), and Meinken (1961 b; as *A. borellii*). Pellegrin (1936), referring to a photograph that I have not seen (Aquarium Philadelphia 2 (1):11, 1933), considered the "U2" as being a different species. The retouched photograph in Innes (1966) shows a male and a female that I do not hesitate to assign to *A. bitaeniata*. The "*A. steindachneri*" described and figured by Arnold (1939), thought by Meinken (1961 a) to represent *A. sweglesi*, also

seem to represent *A. bitaeniata*, but if they do, the figure is far from representative of the species.

A. bitaeniata is a relatively common aquarium fish, and is now and then described in aquarium literature, e.g. by Goldstein (1973: 48, 128 lower photo [129 upper photo = *A. trifasciata*]), and Staeck (1974: 192, Fig. 130, 131; 1977: Fig. 50).

Apistogramma elizabethae sp. nov.

(Fig. 12)

Holotype. IRSNB (Types) 596 — ♂, 39.8 mm SL.

Type-locality. Igarapé affluent de la rive droite du Uaupés à Trovao (environ 20 km en amont de l'embouchure de Uaupés), État d'Amazonas. Brésil. (0°02'N 67°26'W.)



Fig. 12. Holotype of *Apistogramma elizabethae*.

Diagnosis. Head length 30.9–36.8 %, body depth 28.4–34.0 % of SL. CP length 81.6–105.3 % of CP depth. D. XIV.6.i–7.i, XV.5.i–7. A. III.5.i–7. Squ. long. 22–23. Rakers 1–2. Preoperculum entire. Dorsal fin 2nd–6th lappets produced in adult males. Caudal fin roundish in females and young, middle rays produced in adult males. Lateral spot, a spot in Bar 2, and pectoral spot present. No abdominal stripes, caudal spot, or midventral stripe. Bars as most as traces. No chest blotch. Dorsal fin not dark anteriorly. Caudal fin with vertical spot-stripes in young females, longitudinal streaks in adults. (11 specimens of both sexes, 12.5–39.8 mm SL.)

Etymology. *elizabehiae* for Mrs. Elizabeth Cabot Cary Agassiz (1822–1907), second wife of J. L. R. Agassiz, participant of the Thayer Expedition (1865–1866), and principal author of a book on that journey (Agassiz & Agassiz, 1969). The name reflects also the similarity to the *A. agassizii* of the R. Amazonas.

Material

Holotype. IRSNB (Types) 596 — ♂, 39.8 mm. Brasil (Amazonas), Trovao, R. Uaupés right bank, igarapé (0°02'N 67°26'W). 1967.12.09. Leg. S. M. le roi Léopold de Belgique & J.-P. Gosse (IMA 1967: Sta. 193).

Paratypes. IRSNB (Types) 597 — ♂, 26.2 mm; 3 ♀, 16.2, 16.7, 23.8 mm; 5 sex indet., 12.5, 13.7, 14.8, 15.0, 15.1 mm. Same data as holotype.
IRSNB (Types) 598 — ♂, 26.7 mm. Brasil (Amazonas), Lago Pendera, small igarapé (0°01'N 67°21'W). 1967.12.09. Leg. S. M. le roi Léopold de Belgique & J.-P. Gosse (IMA 1967: Sta. 192).

Description

Most specimens are in acceptable or good condition, but the following description is chiefly from the holotype.

Body elongate. Head elongate. Predorsal contour slightly arched, almost straight descending. Preventral head contour about as steep as predorsal, about straight. Snout rather elongate, rounded, profiles about straight, equal. Orbit subtangential. Tip of maxilla exposed, to little behind anterior margin of orbit. Preoperculum entire.

Predorsal scales cycloid, laterally posteriorwards to line from dorsal fin origin to dorsal tip of preoperculum. Posterior cheek and dorsal opercular scales ctenoid. Squ. prd. 8–9; squ. prv. 6–10. Upper lateral line with 3–6 terminal pores in the smaller specimens, 1–2 in the largest; 1–2 subserial pores in 7 of 15 lines; lower line with 0–3 pores; a caudal pore on one side in 2 specimens, a canal on one side in one specimen. About 1/3 of caudal fin scaled in holotype, less in smaller specimens; squ. caud. 4–11 (3 specimens); outer cycloid.

Dorsal spines subequal in length from 4th or 5th, increasing to last. Lappets produced from 2nd to 6th, 4th longest, about 3 times spine length, from 7th nearly moderately long, pointed. In females and young moderately long, more or less truncate lappets. Soft part pointed, but tip broken, to beyond middle of caudal fin; to about middle of caudal fin in the largest female. Soft anal fin similar, about as long. D. XIV.6.i(1), XIV.7(1), XIV.7.i(1), XV.5.i(1), XV.6.i(5), XV.7(1). D_{tot} 21 (3), 22 (8). A. III.5.i(1), III.6(9), III.7(1). A_{tot} 9 (10), 10 (1). Pectoral fin not reaching vent. Ventral fin pointed, first ray long, to almost end of anal fin base; in largest female to anal fin origin. Caudal fin pointed, corners rounded, rays gradually longer to middle pair of rays which longest; in smaller males and females roundish.

Dentition biserial. Outer series comprising about 50–60 teeth in both jaws, inner series of lower jaw short, inner series of upper jaw nearly as long as outer.

Colouration: Yellowish, rather evenly into pale brownish dorsally. Markings brown. Bars not apparent, as traces below lateral band. Darker on back above lateral line and on nape, as in *A. bitaeniata*. Lateral band from broad postorbital stripe, about 1 1/2 scale deep, even-edged, fading on caudal fin scales, above and on lower lateral line. Spots in Bars 2 and 3, roundish, little outside band.

No apparent superorbital stripe; suborbital stripe moderately wide. Pectoral spot present. No distinct abdominal stripes, but indistinct spotting from dark scale-edges on ventral flanks in some specimens. No midventral stripe. No caudal spot — replaced by obscure band continuation.

Dorsal fin in holotype dusky, lappets basally somewhat duskier, outwards paler. A dark edge along base; not dark on anterior membranes; tips of soft part darkened; 2–3 terminal spot-stripes. Similar in the others, but soft part paler or clear. Anal fin dusky, not distinctly dark-edged; 0–3 terminal spot-stripes. Caudal fin in young females with 4 irregular transverse spot-stripes. In adults with longitudinal brownish streaks along membranes, and no apparent spotting. Pectoral fin dusky. Ventral fin inwards clear, outer ray dark.

Size

The largest male is 39.8/56.7 mm (holotype), the largest female 23.8/31.9 mm long (IRSNB 597).

Geographical distribution

Known only from the R. Uaupés: an igarapé at Trovao, and another at Lago Penara.

Ecology

Sympatric with *A. brevis* at both localities, at the type-locality also with *A. meinkenii* and *A. uaupesi*.

The smallest specimens suggest reproduction in October or early November.

Remarks

The caudal fin shape in large males of this species suggests relationship with *A. agassizii*, and the colour pattern (dark back, lateral band, etc.), and general body shape also indicate more than casual similarity. However, the anterior dorsal fin membranes are not particularly darkened, and as in *A. brevis*, *A. meinkenii*, and *A. uaupesi*, from the same region, there is a spot in Bar 2.

Table 12. Morphometry and meristics of *Apistogramma elizabethae*. For explanation, see Tab. 5.

	n	Range	$\bar{x}$	$s_{(\bar{x})}$	s^2
Measurements					
Head length	11	30.9— 36.8	34.3	0.56	3.48
Head depth	11	23.8— 26.7	25.2	0.23	0.59
Head width	11	13.3— 16.1	15.2	0.25	0.70
Body depth	11	28.4— 34.0	31.6	0.49	2.60
Orbit diameter	11	11.3— 16.1	13.9	0.41	1.89
Snout length	11	4.7— 7.4	5.7	0.26	0.77
Cheek depth	11	4.0— 6.5	5.2	0.28	0.88
Interorbital width	11	4.8— 6.7	6.0	0.17	0.30
Preorbital depth	11	1.5— 2.6	2.0	0.10	0.12
Dorsal base	11	53.1— 59.8	55.8	0.76	6.32
Anal base	9	16.8— 19.6	18.7	0.27	0.63
CP depth	11	11.7— 14.3	13.4	0.26	0.72
CP length	11	11.5— 14.6	12.5	0.27	0.79
Last D spine	10	11.3— 18.0	15.3	0.74	5.52
Last A spine	11	15.3— 17.9	16.7	0.24	0.65
CP/CP	11	81.6—105.3	93.8	2.52	69.71
Counts					
Squ. long.	11	22—23	22.6	0.15	0.25
LI ₁ (c)	9	7—14	10.3	0.83	6.25
LI ₁ (cp)	10	12—15	14.1	0.31	0.99
LI ₂ (c)	4	3— 7	4.8	0.85	2.92
LI ₂ (cp)	4	6— 7	6.8	0.25	0.25
Cheek scales	11	2— 3	2.9	0.09	0.09
Squ. op.	3	9—10	9.7	0.33	0.33
Squ. sop.	7	3— 5	4.1	0.26	0.48
Squ. iop.	11	2— 3	2.9	0.09	0.09
D spines	11	14—15	14.7	0.14	0.22
D _{tot}	11	21—22	21.7	0.14	0.22
A _{tot}	11	9—10	9.2	0.12	0.16
P	11	11—12	11.5	0.16	0.27
Rakers	10	1— 2	1.6	0.16	0.27
Serrations	11	0	0.0		

From the other Uaupés species, *A. elizabethae* is distinguished by the colour-pattern. Young *A. brevis* are similar to young *A. elizabethae*, but have a caudal spot.

Apistogramma brevis sp. nov.
(Fig. 13)

Holotype. IRSNB (Types) 570 — ♂, 29.0 mm SL.

Type-locality. Petit igarapé du Lago Penera, rive droite du Uaupés, État d'Amazonas, Brésil. (0°01'N 67°21'W.)

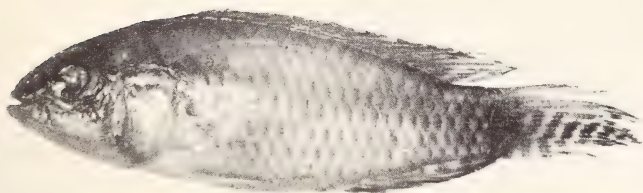


Fig. 13. Holotype of *Apistogramma brevis*.

Diagnosis. Head length 30.7–36.3 %, body depth 28.8–36.5 % of SL. CP length 76.7–111.1 % of CP depth. D. XV.6–7.i, XVI.6.i–7. A. III.5.i–7. Squ. long. 22–23. Rakers 1–3. Preoperculum frequently serrate (3–25 denticuli). Dorsal fin without produced lappets. Caudal fin rounded in females and young, with dorsal and ventral prolongations in adult males. Lateral spot, in males also a Bar 2 spot, pectoral spot, abdominal stripes, in females also midventral stripe present. Caudal spot in females and young. Bars faint. No chest blotch. Dorsal fin not clearly darkened anteriorly. Caudal fin with cross-stripes at least dorsally. (114 specimens of both sexes, 13.3–38.7 mm SL.)

Etymology. *brevis* (Lat. adj.), short (compared to other Uaupés species of this genus).

Material

Holotype. IRSNB (Types) 570 — ♂, 29.0 mm. Brasil (Amazonas), Lago Penera, small igarapé (0°01'N 67°21'W). 1967.12.09. Leg. S. M. le roi Léopold de Belgique & J.-P. Gosse (IMA 1967: Sta. 192).

Paratypes. IRSNB (Types) 571 — 7 ♂, 19.4, 21.4, 22.9, 24.4, 25.2, 25.2, 38.7 mm; 10 ♀ 16.8, 18.5, 20.2, 20.3, 20.3, 21.0, 23.0, 23.9, 24.0, 27.1 mm. Same data as holotype. IRSNB (Types) 572 — 38 ♂, 13.5, 13.8, 14.6, 14.7, 14.7, 15.2, 15.5, 15.6, 15.7, 15.9, 16.2, 16.3, 16.4, 16.6, 16.9, 17.2, 17.5, 17.6, 17.9, 18.2, 18.4, 18.4, 19.1, 19.8, 20.3, 21.0, 21.2, 21.5, 21.9, 22.3, 23.4, 23.6, 24.5, 24.6, 25.2, 28.7, 28.9, 33.4 mm; 53 ♀, 13.3, 13.9, 14.1, 14.2, 14.6, 14.7, 14.8, 15.1, 15.3, 15.4, 15.6, 15.6, 15.7, 15.9, 16.1, 16.2, 16.4, 16.4, 16.5, 16.6, 16.7, 16.8, 17.0, 17.8, 17.9, 17.9, 17.9, 18.4, 18.5, 18.5, 18.5, 18.7, 18.8, 19.5, 19.8, 20.0, 20.0, 20.2, 20.4, 20.5, 20.6, 20.7, 20.8, 21.0, 21.9, 22.0, 22.0, 22.3, 22.8, 22.9, 23.9, 27.0, 27.0 mm; 3 sex indet., 16.3, 19.8, 20.2 mm. Brasil (Amazonas), R. Tiquié right bank, Igarapé Acaraposo (0°00'N 68°30'W). 1967.12.07. Leg. S. M. le roi Léopold de Belgique & J.-P. Gosse (IMA 1967: Sta. 193). IRSNB (Types) 574 — ♂, 28.0 mm. Brasil (Amazonas), Assai, R. Uaupés (0°02'N 67°27'W). 1967.12.08. Leg. S. M. le roi Léopold de Belgique & J.-P. Gosse (IMA 1967: Sta. 191 bis).

Description

The material is in fine condition.

Body moderately elongate. Head moderately elongate. Predorsal contour rather straight from dorsal fin origin, decurved on snout. Preventral head contour little arched, about as steep as predorsal. Snout rounded, dorsal profile more or less convex, steeper, ventral straight. Orbit tangential. Tip of maxilla exposed, to well behind anterior margin of orbit. Preoperculum serrate in 45 specimens (3–25 denticuli).

Predorsal scales cycloid, laterally posteriorwards to vertical from preoperculum vertical limb. Dorsal or all opercular, posterior cheek, not always dorsal subopercular scales, ctenoid. Squ. prd. 9–10; squ. prv. 9–12. Upper lateral line with 1–7 terminal pores; 1–3 subserial pores or one subserial canal in 36 of 106 lines. Lower with 1–6 anterior pores; a caudal canal or pore in 24 of 91 lines. 1/3 to 1/2 of caudal fin scaled; squ. caud. 3–5; outer cycloid.

Dorsal spines subequal in length from about 5th or 6th, last longest. Lappets anteriorly rather long, posteriorly moderate, pointed, none produced. Soft part pointed, a short filament in males, to at most middle of caudal fin. Soft anal fin similar, unextended, to 1/4 or 1/3 of caudal fin. D. XV.6(4), XV.6.i(53), XV.7(51), XV.7.i(1), XV.?(2), XVI.6(1), XVI.7(1), XVI.?(1). D_{tot}21(4), 22(104), 23(3). A. III.5.i(8), III.6(93), III.6.i(10), III.7(3). A_{tot}9(101), 10(13). Pectoral fin to about anal fin origin. Ventral fin acuminate, with short extension in males, to at most middle of spinous anal fin base. Caudal fin shape variable: In females and young, except in one IRSNB 571 female in which truncate, upper lobe longer. In males differentiation at about 25 mm SL; truncate with dorsal and ventral, usually short, prolongations, of ray 5 supported by ray 4 (and ray 6), ray 11 or 12 supported by ray 10 or 13, at most the dorsal point about as long as principal fin, ventral usually shorter.

Dentition principally biserial in both jaws; outer series of 40–60 teeth in upper jaw, inner one-half to as long; outer series in lower jaw of 45–60 teeth, inner se-

Table 13. Morphometry and meristics of *Apistogramma brevis*. For explanation, see Tab. 5.

	n	Range	$\bar{x}$	$s(\bar{x})$	s^2
Measurements					
Head length	113	30.7— 36.3	33.2	0.12	1.54
Head depth	113	23.2— 27.4	25.2	0.09	0.95
Head width	113	13.2— 17.6	15.7	0.08	0.80
Body depth	113	28.8— 36.5	31.7	0.12	1.65
Orbit diameter	113	12.1— 16.0	14.3	0.07	0.57
Snout length	111	2.3— 6.7	5.1	0.09	0.82
Cheek depth	113	3.2— 7.2	4.8	0.08	0.74
Interorbital width	113	5.2— 7.0	6.2	0.03	0.11
Preorbital depth	113	0.8— 3.1	2.0	0.04	0.17
Dorsal base	109	53.7— 61.5	57.0	0.16	2.74
Anal base	110	14.8— 20.4	18.0	0.12	1.54
CP depth	112	12.2— 15.9	14.2	0.07	0.56
CP length	112	11.2— 14.5	13.0	0.07	0.52
Last D spine	105	10.3— 19.3	14.9	0.18	3.23
Last A spine	112	14.0— 18.8	16.8	0.11	1.25
CP/CP	112	76.7—111.1	92.1	0.69	53.39
Counts					
Squ. long.	52	22—23	22.8	0.06	0.18
Ll ₁ (c)	82	7—14	11.6	0.17	2.37
Ll ₁ (cp)	78	13—16	14.8	0.09	0.57
Ll ₂ (c)	58	0— 6	3.5	0.18	1.90
Ll ₂ (cp)	46	4— 8	7.0	0.15	1.07
Cheek scales	112	3— 4	3.1	0.02	0.07
Squ. op.	16	8—14	11.3	0.43	2.90
Squ. sop.	64	3— 6	4.0	0.08	0.36
Squ. iop.	113	3	3.0		
D spines	114	15—16	15.0	0.01	0.03
D _{tot}	111	21—23	21.9	0.02	0.06
A _{tot}	114	9—10	9.1	0.03	0.10
P	112	11—13	11.8	0.04	0.17
Rakers	113	1— 3	1.7	0.05	0.30
Serrations	113	0—25	3.7	0.52	30.84

ries very short, little more than symphyseal. In the largest male a symphyseal middle series in lower jaw and scattered teeth anteriorly in upper jaw.

Colouration: Yellowish, with brown, not particularly contrasting markings. Bars more or less developed, most prominent, but still faint, in medium-size individuals. Superopercular bar not well-defined. Bars broader than interspaces, darkening dorsally, ventrally reaching lower edge of pectoral axilla (2—4) or ventral body edge (4—7). Light-spotting along lateral band not conspicuous, interspaces dorsally subdued; not into dorsal fin. Lateral band from narrow postorbital stripe;

1—1¹/₂ scale wide; more prominent in young; well-defined, but edges not sharp; to Bar 7, above lower lateral line. Lateral spot roundish, little deeper than band; in adult males especially, another spot in Bar 2.

Suborbital stripe moderately wide; superorbital to occiput. Occasionally chin, close to lower lip, darkened. Pectoral spot present. Abdominal striping variously developed, of restricted dark scale-rims, to about beginning of caudal peduncle: one from upper edge of pectoral axilla, a second from lower edge of pectoral axilla, a third below pectoral axilla to middle of soft anal fin, a fourth from origin of ventral fin to middle of spinous anal fin. Males may have a faint spot before or behind vent; adult females dark around vent and with a short midventral stripe forwards. Caudal spot quadratic or longer than deep in young and females; with faint dorsal and ventral extensions close to the fin base; in adult males an obscure base pigmentation.

Dorsal fin dusky, basally narrowly darker; lappets clear; anterior membranes slightly darker but not black; 1—3 terminal spot-stripes. Anal fin basally clear; lappets dark; margin of soft fin dark-seamed; 0—3 terminal spot-stripes. Caudal fin clear; 3—5 very irregular vertical spot-stripes on outer 2/3; in large males dusky, stripes confined to upper lobe. Ventral fin clear to whitish; outwards more or less dusky in adult females.

Size

The largest male is 38.7/55.4 mm long (IRSNB 571), the largest female 27.1/c. 36 mm (same lot).

Geographical distribution

Known from the R. Tiquié, in the Igarapé Acaraposo, and the R. Uaupés, at Trovao, Assai, and Lago Penera.

Ecology

A. brevis is found at all four localities in the Uaupés system where *Apistogramma* spp. have been collected; only species in Igarapé Acaraposo, with *A. elizabethae* at the type-locality, with *A. elizabethae*, *A. meinkenii*, and *A. uaupesi* at Trovao, and *A. personata* at Assai.

Small specimens (to 13.3 mm) from early December indicate reproduction in October/November, but the largest females (about 27 mm) appear gravid.

Remarks

The relationships are obscure. *A. brevis* differs from most other *Apistogramma* species in having caudal fin streamers but not also produced dorsal fin lappets. Very probably it is distinct from all other congeners. It shares with the other Uaupés species the development of a Bar 2 spot, but is distinguished by the not so slender body shape, a relatively short snout, slightly more lateral line scales, frequently serrated preoperculum, etc.

Apistogramma personata **sp. nov.**
(Fig. 14)

Holotype. IRSNB (Types) 575 — ♂, 49.2 mm SL.

Type-locality. Rio Uaupés à Assai, État d'Amazonas, Brésil (0°02'N 67°27'W).

Diagnosis. Head length 31.5–36.0 %, body depth 31.0–35.6 % of SL. CP length 73.9–91.2 % of CP depth. D. XV.6–8. A. III.5–6.i. Squ. long. 22–24. Rakers 1–3. Preoperculum entire. Males from 32 mm SL with produced anterior dorsal fin lappets and dorsal and ventral caudal fin streamers. No lateral spot or abdominal stripes. A band between orbits and blotches on ventral flanks. Pectoral spot, midventral stripe in females (occasionally in males), and caudal spot present. Bars faint. Dorsal fin anteriorly more or less dark. Caudal fin with up to 7 vertical stripes of spots. (23 specimens of both sexes, 19.7–49.2 mm SL.)

Etymology. *personata* (Lat. adj.), masked, with reference to the band between the eyes, across the forehead.

Material

Holotype. IRSNB (Types) 575 — ♂, 49.2 mm. Brasil (Amazonas), Assai, R. Uaupés (0°02'N 67°27'W). 1967.12.08. Leg. S. M. le roi Léopold de Belgique & J.-P. Gosse (IMA 1967: Sta. 191bis).

Paratypes. IRSNB (Types) 576 — 15 ♂, 19.8, 22.0, 30.5, 32.1, 33.6, 34.7, 35.1, 36.0, 37.5, 37.6, 38.0, 38.1, 39.4, 39.8, 41.2 mm; 7 ♀, 19.7, 22.5, 29.2, 30.9, 32.6, 32.7, 33.1 mm. Same data as holotype.

Description

The material is in fine condition.

Body moderately elongate. Head moderately elongate. Predorsal contour about straight or arched, steeper on snout. Preventral head contour little arched, less steep. Snout rounded, broad, profiles arched, dorsal steeper. Orbit subtangential or tangential. Tip of maxilla exposed, to slightly behind anterior margin of orbit. Preoperculum entire.



Fig. 14. Holotype of *Apistogramma personata*.

Predorsal scales cycloid, laterally posteriorwards to preoperculum or even not so far. Posterior cheek and dorsal opercular scales ctenoid. Squ. prd. 9–11; squ. prv. 9–11. Upper lateral line with 0 (largest) to 3 (smallest) terminal pores; 1–2 subserial pores or canals in 18 of 41 lines. Lower line with 1–5 pores; a caudal canal or pore in 17 of 35 lines. Dorsal and anal fins naked. $1/3$ or less of caudal fin scaled; squ. caud. 3–7; outer cycloid.

Dorsal spines subequal in length from 4th, 5th, or 6th, last longest. Lappets in males moderately long to long, pointed; in holotype 3rd–8th prolonged, 5th longest, about twice spine lengths; in other males (from 32.1 mm SL) only 3rd–5th lappets distinctly prolonged; in females and young males moderately long, bluntly pointed. Soft fin pointed, filamentous elongation of 2nd and 3rd ray to past principal caudal fin in large males, to at most middle of caudal fin in females. Soft anal fin similar, but shorter, only to middle of caudal fin in males, little behind caudal fin base in females. D. XV.6(1), XV.7(18), XV.8(4). D_{tot} 21(1), 22(18), 23(4). A. III.5(1), III.5.i(1), III.6(19), III.6.i(2). A_{tot} 8(1), 9(20), 10(2). Pectoral fin to vent. Ventral fin pointed, first ray elongated in males, at most to middle of soft anal fin, not much shorter in the largest females. Caudal fin truncate with rounded corners in females and young males; in males from 32.1 mm SL truncate with produced 5th and 11th or 12th rays, single or supported basally by 4th and 12th or 13th, streamers distally filamentous.

Dentition biserial. Outer series in upper jaw of 40–55 teeth, in lower jaw 40–50; inner series in upper jaw about as long as outer in adults, in lower jaw quite short. Outer anterior teeth wide-spaced, strengthened.

Colouration: Yellowish, or brownish dorsally, yellowish ventrally. Bar 1 indistinct, others apparent, not contrasting dorsally, below lateral band the anterior as intense as the band; ventrally from more or less broad dark scale edges. In younger narrower than interspaces, as broad as or broader than interspaces in the largest specimens; abdominally to level of anal fin origin, dorsally very little into dorsal fin base. Lateral band from moderately wide postorbital stripe; 1 scale deep anteriorly, $1\frac{1}{2}$ scale posteriorly; sharp-edged; to last bar, above lower lateral line. No lateral spot, but band in young slightly intensified where crossed by bars.

Table 14. Morphometry and meristics of *Apistogramma personata*. For explanation, see Tab. 5.

	n	Range	$\bar{x}$	$s(\bar{x})$	s^2
Measurements					
Head length	23	31.5–36.0	33.3	0.22	1.07
Head depth	23	25.4–31.4	27.1	0.26	1.57
Head width	23	13.6–17.2	15.4	0.18	0.71
Body depth	23	31.0–35.6	33.5	0.25	1.49
Orbit diameter	23	10.6–14.6	12.4	0.21	1.03
Snout length	23	5.1– 8.1	6.5	0.17	0.63
Cheek depth	23	5.9– 8.3	7.3	0.14	0.48
Interorbital width	23	6.6– 8.0	7.2	0.08	0.14
Preorbital depth	23	2.3– 3.3	2.9	0.05	0.06
Dorsal base	23	56.0–61.9	59.4	0.30	2.13
Anal base	23	16.6–19.7	18.3	0.14	0.48
CP depth	23	15.1–17.1	16.0	0.12	0.31
CP length	23	11.3–14.5	13.1	0.16	0.58
Last D spine	23	13.1–18.9	16.1	0.34	2.73
Last A spine	23	14.8–17.3	16.0	0.16	0.59
CP/CP	23	73.9–91.2	81.9	1.01	23.56
Counts					
Squ. long.	22	22–24	22.7	0.12	0.32
Ll ₁ (c)	22	11–14	13.1	0.25	1.36
Ll ₁ (cp)	22	13–16	14.0	0.19	0.76
Ll ₂ (c)	18	3– 7	5.3	0.27	1.29
Ll ₂ (cp)	18	7– 9	7.4	0.15	0.38
Cheek scales	23	3– 5	3.7	0.12	0.33
Squ. op.	14	10–14	12.4	0.36	1.80
Squ. sop.	21	4– 6	4.5	0.13	0.36
Squ. iop.	23	3	3.0		
D spines	23	15	15.0		
D _{tot}	23	21–23	22.1	0.10	0.21
A _{tot}	23	8–10	9.0	0.08	0.13
P	23	11–12	11.9	0.06	0.08
Rakers	23	1– 3	2.0	0.10	0.23
Serrations	23	0	0.0		

Suborbital stripe broad, superorbital indistinct. A dark band or broad inverted triangle between eyes across forehead. Pectoral spot present. No true abdominal stripes, but bars intensified on ventral flanks (see above). Midventral stripe in females, to ventral fin bases, and, shorter, in some males. A dark spot just below lower lip in both sexes, but not in all specimens. Caudal spot quadratic or rounded.

Dorsal fin not quite colourless, slightly dusky; lappets dark, except elongations, which clear; more or less darkened anteriormost membranes; dark-edged in females; 3 terminal spot-stripes. Anal fin basally whitish, distalwards dusky; dark-seamed in females; 4 terminal spot-stripes. Caudal fin clear; in males up to 7 more or less slanting spot-stripes, absent from dorsalmost part of fin, in females up to 5, fainter. Ventral fin white in males; spine and outer membrane black in females.

Size

The largest male (holotype) is 49.2/65.3 mm long, the largest female 33.1/44.2 mm.

Geographical distribution

Known only from the type-locality, R. Uaupés at Assai.

Ecology

The only other *Apistogramma* collected with the type-series is a specimen of *A. brevis* (28.0 mm).

Remarks

A. personata is distinguished by the band between the orbits, but also by the blotchy bars on the flanks. Unlike most other slender, banded species, it also has a caudal spot, but no lateral spot.

It may be related to *A. gibbiceps*, with similar fin shape and lower flank markings. Among the "slender" species these are the deepest (depth: $\bar{x}$ = 33.5 % of SL in *A. personata*; 34.8 % in *A. gibbiceps*; in other "slender" species 29.8-32.0 %). They have also a deep head ($\bar{x}$ = 27.1 and 29.3 % of SL), relatively long snout ($\bar{x}$ = 6.5 and 7.6 % of SL), deep cheek ($\bar{x}$ = 7.3 and 9.1 % of SL), etc. Aside from colour pattern differences, *A. gibbiceps* differs in a slightly longer dorsal fin base (60.0-64.5 % of SL, $\bar{x}$ = 61.7 %; in *A. personata* 56.0-61.9 %, $\bar{x}$ = 59.4 %), and longer anal fin base (20.0-21.6 % of SL; in *A. personata* 16.6-19.7 %), fewer operculum scales (8-9; in *A. personata* 10-14), etc. It must be kept in mind, however, that the *A. gibbiceps* known are probably import specimens (p. 115).

Apistogramma gibbiceps

Apistogramma gibbiceps (pt) Meinken, 1969. Senckenberg. biol. 50: 91.

Holotype. SMF 9441 — ♂, 44.5 mm SL.

Type-locality. Brasilien, wahrscheinlich Gebiet des Rio Negro.

Diagnosis. Head length 31.2–33.3 %, body depth 32.2–37.7 % of SL. CP length 74.3–83.3 % of CP depth. D. XIV.6, XV.5.i–7. A. III.6–7. Squ. long. 23. Rakers 1–2. Preoperculum entire. Dorsal fin without produced lappets. Caudal fin with a streamer in each lobe near middle rays. Lateral spot present. No pectoral spot, abdominal stripes, midventral stripes or caudal spot. Bars as faint traces at most, but expressed as spots below lateral band. No chest blotch. Dorsal fin dusky anteriorly (no distinct spot). Caudal fin immaculate, upper lobe more or less clear, lower lobe dark. (7 males, 32.0–44.5 mm SL.)

Bibliography

Apistogramma gibbiceps (pt) Meinken, 1969 b: 91 (protolog, detailed descr.; loc.: Brasilien, wahrscheinlich Gebiet des Rio Negro; holotype SMF 9441, 6 paratypes SMF 9442–9446, 9449, 2 paratypes 9447–9448 [= *A. agassizii*], 1 paratype 9450 [= *A. sp.*]), Figs. 1 (retouched monochrome photo of holotype in lateral aspect), 3 (sketch of head); Meinken, 1970: 7 (not seen; from Goldstein [1973]; translation of Meinken [1969 b]).

Etymology. *gibbiceps*, noun from *gibbus* (Lat.), a hump, and *caput* (Lat.), head, in allusion to the elevation of the nape. Not explained by Meinken.

Material

Holotype. SMF 9441 — ♂, 44.5 mm. "Brasilien, wahrscheinlich Gebiet des Rio Negro." Ded. W. Schwartz, 1967.

Paratypes. SMF 9442–9446, 9449 — 6 ♂, 32.0, 33.4, 38.1, 38.1, 44.2, 43.0 mm. Same data as holotype.

Other paratypes of this species are SMF 9447–9448 (2 ♂, 36.9 and 37.7 mm = *A. agassizii*), and SMF 9450 (♀, 26.2 mm = *A. sp.*), all with same data as holotype.

Description

Only the smallest paratype (SMF 9449, 32.0 mm) in good condition, the holotype in acceptable shape, the rest more or less soft, macerated, SMF 9443 (44.2 mm) in critical condition. Swelling from maceration (before preservation?) has probably increased the size of the gibbosity on the nape. Probably import specimens.

Body elongate, the larger specimens robust. Head short, deep. Predorsal contour characterized by a moderate protuberance of the nape, i.e. very feebly descending from dorsal fin origin to little behind anterior margin of orbit, then steeply descending; straight, moderately sloping rostrally. Preventral head contour gently arched, less steep. Snout short, broad, rounded, dorsal profile steeper. Orbit subtangential. Tip of maxilla exposed, to anterior margin of orbit or slightly behind. Preoperculum entire.

Predorsal scales cycloid, laterally posteriorwards at most including 4 vertical scale series above upper lateral line behind dorsal fin origin. Dorsal opercular and posterior cheek scales or only a dorsal opercular scale ctenoid. Squ. prd. 9–10; squ. prv. 7–9. Upper lateral line with 1–2 pores terminally in 5 of 11 lines; a subserial canal and pore in 1 line, 2 subserial pores in another. An anterior pore in 2 of 10 lower lines; a caudal in 4 of 10. $1/4$ of caudal fin scaled; squ. caud. 4–10; outer cycloid.

Dorsal spines increasing in length to last. Lappets rather long, pointed, but none produced. Soft part pointed, tip to about middle of caudal fin; soft anal fin may be longer. D. XIV.6(1), XV.5.i(1), XV.6(1), XV.7(4). D_{tot} 20(1), 21(1), 22(5). A. III.6(5), III.6.i(1), III.7(1). A_{tot} 9(5), 10(2). Pectoral fin to vent. Ventral fin acuminate, first ray to end of anal fin base. Caudal fin probably with two streamers, but, whether the natural condition or due to damage, only one streamer in all but SMF 9445 (38.1 mm): the corners are rounded, the 12th ray, supported by the 13th, produced, in SMF 9445 also the corresponding rays of the upper lobe, otherwise appearing rounded.

Dentition biserial in upper jaw, about 50–55 teeth in outer series, inner series as long in the larger, little more than symphyseal in SMF 9449. 2 (9449) or 3 (larger) series in lower jaw, outer comprising at least 40 teeth, inner short.

Colouration: Yellowish, with brown to blackish markings. Bars at most as traces, and, variously developed, 2nd–5th, 3rd–7th, or 4th–5th as blotches of dark scale-edges below lateral band. Dusky on nape and back along dorsal fin base. Lateral band from broad postorbital stripe, very faint before lateral spot, still faint behind, about $1\frac{1}{2}$ scale deep, to caudal fin above and on lower lateral line; lower limit sharp, upper more gradual. Lateral spot roundish, more or less apparent, in band or slightly extended upwards.

Superorbital stripe absent or a faint spot; suborbital stripe faint, moderately wide, across cheek. No pectoral spot, abdominal stripes or caudal spot. No midventral stripe, but a dark line midventrally in the two largest, probably not part of the colour pattern.

Dorsal fin dusky to blackish on spinous part; soft part more or less clear; immaculate. Anal fin spinous and distal soft parts dark. Dorsal caudal fin lobe more or less clear, ventral lobe more or less dark (dusky to blackish). Ventral fin dusky, produced ray part white.

Table 15. Morphometry and meristics of *Apistogramma gibbiceps*. For explanation, see Tab. 5.

	n	Range	$\bar{x}$	$s(\bar{x})$	s^2
Measurements					
Head length	7	31.2–33.3	32.5	0.28	0.56
Head depth	7	26.9–31.4	29.3	0.61	2.60
Head width	7	15.0–16.5	15.9	0.23	0.36
Body depth	7	32.2–37.7	34.8	0.71	3.57
Orbit diameter	7	10.4–11.4	10.8	0.15	0.15
Snout length	7	5.9– 8.6	7.6	0.37	0.95
Cheek depth	7	7.5–10.0	9.1	0.31	0.67
Interorbital width	7	7.6– 9.4	8.6	0.28	0.56
Preorbital depth	7	2.5– 3.8	3.5	0.18	0.22
Dorsal base	7	60.0–64.5	61.7	0.55	2.12
Anal base	7	20.0–21.6	20.9	0.21	0.30
CP depth	7	14.7–16.9	15.9	0.25	0.43
CP length	7	11.8–13.5	12.6	0.26	0.49
Last D spine	7	16.9–20.7	18.9	0.52	1.89
Last A spine	7	16.3–18.0	17.1	0.26	0.46
CP/CP	7	74.3–83.3	79.2	1.10	8.53
Counts					
Squ. long.	7	23	23.0		
Ll ₁ (c)	7	13–14	13.4	0.20	0.29
Ll ₁ (cp)	7	13–15	13.9	0.34	0.81
Ll ₂ (c)	6	4– 7	5.0	0.45	1.20
Ll ₂ (cp)	6	4– 7	5.7	0.49	1.47
Cheek scales	7	3– 4	3.1	0.14	0.14
Squ. op.	5	8– 9	8.4	0.24	0.30
Squ. sop.	7	3– 5	4.0	0.22	0.33
Squ. iop.	7	3– 4	3.1	0.14	0.14
D spines	7	14–15	14.9	0.14	0.14
D _{tot}	7	20–22	21.6	0.30	0.62
A _{tot}	7	9–10	9.3	0.18	0.24
P	7	12	12.0		
Rakers	7	1– 2	1.6	0.20	0.29
Serrations	7	0	0.0		

Size

Only males known, the largest (holotype) 44.5/67.0 mm, but probably an import specimen.

Geographical distribution

Meinken (1969b) believed his fish to originate from the R. Negro region, and since the exporter of the specimens, Mr. Willi Schwartz, has an export firm in

Manaus, and collects, among other areas, the R. Negro, that appears very probable. The conjectured close relationship with *A. personata*, from the R. Uaupés, supports Meinken's guess.

Remarks

Meinken (1969b) emphasized "a deep interorbital notch, the gibbosity of the forehead, and the conical shape of the caudal fin", and believed these characters in combination to distinguish *A. gibbiceps* from all other *Apistogramma* spp. However, the interorbital notch is a result of the elevation of the nape, the impression of the elevated nape is influenced by the swelling of improperly preserved tissue, and the caudal fin is apparently not "conical". Some other remarks may be made on Meinken's description: a) the morphometrical data for paratype males in the upper table on p. 92, includes the holotype (first figure), b) there is no distinct band before the lateral spot in the holotype, but it has been added on the photo, Abb. 1, and c) the sketch of the head lateralis pores is largely incorrect, pores omitted (near orbit), and added (on suboperculum), and preoperculum not correctly drawn.

The female paratype figured (Abb. 2), and one other female, are two rotten male *A. agassizii*. The third female is correctly sexed, but of a third species, not yet described. It is quite different though, but obviously an aquarium (import) specimen.

A. gibbiceps is similar and probably related to *A. personata*, but these species are readily distinguished (p. 114). From all other *Apistogramma* spp., *A. gibbiceps* is separated by the blackened immaculate fins, and the frontal gibbosity, which, however, is probably not so impressive in well-preserved material. For relationship with *A. agassizii*, see p. 96.

Apistogramma meinkeni sp. nov. (Fig. 15)

Holotype. IRSNB (Types) 567 — ♂, 33.1 mm SL.

Type-locality. Igarapé affluent de la rive droite des Uaupés (environ 20 km en amont de l'embouchure des Uaupés), Trovao, État d'Amazonas, Brésil. (0°02'N 67°26'W.)

Diagnosis. Head length 31.9–36.7 %, body depth 30.2–33.5 % of SL. CP length 83.3–104.3 % of CP depth. D. XIV.7–8, XV.6.i–8. A.III.6–7. Squ. long. 22–24. Rakers 1–3. Preoperculum entire. Dorsal fin without produced free lappets, but in males from 33 mm SL united beyond spine tips from 5th posteriorwards. Caudal fin rounded, in large males upper lobe longer. Lateral spot, and Bar 2 spot. Pectoral spot, midventral stripe and caudal spot present. No abdominal stripes. Bars

present at most as traces. No chest blotch. Dorsal fin not dark anteriorly. Caudal fin with up to 10 vertical stripes of spots. (35 specimens of both sexes, 17.3–34.8 mm SL.)

Etymology. *meinkeni* for Dr. Hermann Meinken (1896–1976), German amateur fish taxonomist and aquarist, who had a special interest in the genus *Apistogramma*, and published several papers on the taxonomy and geographical distribution of these fishes.

Material

Holotype. IRSNB (Types) 567 — ♂, 33.1 mm. Brasil (Amazonas), Trovao, R. Uaupés right bank, Igarapé (0°02'N 67°26'W). 1967.12.09. Leg. S. M. le roi Léopold de Belgique & J.-P. Gosse (IMA 1967: Sta. 193).

Paratypes. IRSNB (Types) 568 — 17 ♂, 21.6, 21.6, 24.4, 24.8, 24.8, 25.2, 25.9, 26.4, 26.7, 27.2, 27.8, 27.8, 28.2, 30.5, 34.2, 34.2, 34.8 mm; 15 ♀, 17.3, 17.7, 19.9, 20.5, 21.2, 21.4, 21.7, 21.8, 22.0, 22.2, 24.3, 29.9, 31.4, 31.8, 32.4 mm. Same data as holotype.

IRSNB (Types) 569 — 2 ♂, 18.9, 21.8 mm. Same data as holotype.

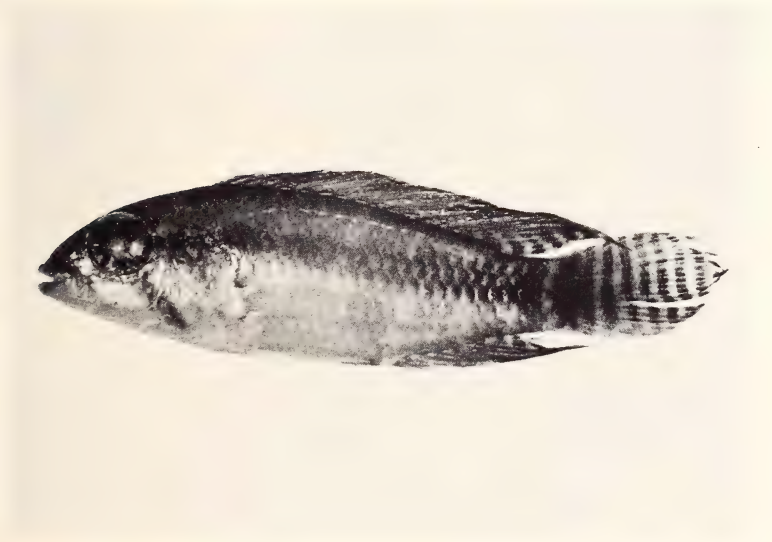


Fig. 15. Holotype of *Apistogramma meinkeni*.

Description

The material is in fine condition, although it is not possible to obtain complete scale counts on all specimens.

Body moderately elongate. Head moderately elongate. Predorsal contour gently and evenly arched, steeper rostrally, may be more straight in females. Preventral head contour about equal, or less steep, about straight, or (usually) slightly arched. Snout rounded, dorsal profile steeper, arched, ventral profile straight. Orbit tangential, or even supratangential occasionally. Tip of maxilla exposed, to anterior margin of orbit or slightly beyond. Preoperculum entire.

Predorsal scales cycloid, laterally posteriorwards to line anterodorsally curved between dorsal fin origin and preoperculum dorsal tip. Posterior cheek and dorsal opercular scales ctenoid. Squ. prd. 8—11; squ. prv. 8—11. Upper lateral line with (0) 1—5 (10) terminal pores, commonly one or two subserial pores. Lower line with 1—6 anterior pores; a caudal canal or pore in 26 of 51 lines. $1/4$ to almost $1/2$ (males) of caudal fin scaled; squ. caud. 3 (smallest) — 9 (largest males); outer cycloid.

Dorsal spines subequal in length from 5th, 6th, 7th, or 8th, little increasing to last. Lappets moderately long, in the four largest males united from the 5th posteriorwards; soft part pointed, without or with short elongation, to little beyond middle of caudal fin in adult males, to $1/3$ of caudal fin or shorter in females and young. Soft anal fin similar, but shorter. D. XIV.7(1), XIV.7.i(1), XIV.8(1), XV.6.i(6), XV.7(23), XV.7.i(1), XV.8(2). D_{tot} 21(1), 22(31), 23(3). A. III.6(20), III.6.i(7), III.7(8). A_{tot} 9(20), 10(15). Pectoral fin to anal fin origin in young, to vent in the largest. Ventral fin pointed, with filamentous prolongation of first ray to soft anal fin (largest females), or behind anal fin base (largest males). Caudal fin rounded, asymmetrical in large males (upper lobe longer), symmetrical in females and young.

Dentition triserial only in the largest specimens, and then usually only in lower jaw. The outer series comprises 50 (young) to 60 (holotype) teeth; the inner 10 (young) to 30 (adults) in lower jaw, 20 (young) to 45 (adults) in upper jaw, length about half that of the outer or shorter. Third series strictly symphyseal, a few teeth between principal series.

Colouration: Pale brownish, yellowish ventrally. Markings brown. Bars not present, or as traces including superopercular bar, leaving light spots along lateral band, not as conspicuous as in *A. bitaeniata*; to level of lower edge of pectoral axilla (Bars 2—3), or ventral body edge (4—7). No spotting on back. Lateral band from broad postorbital stripe, $1-1\frac{1}{2}$ scale deep, about same depth along its course, edges not perfectly sharp, to level of last Bar, above and including lower lateral line. Spot in Bars 2 and 3, not outside band; occasionally the other bars are intensified on the band, but not producing a spotted band effect.

Superorbital stripe absent; suborbital stripe moderately wide. Pectoral spot small. Midventral stripe in both sexes, very thin, faint, to ventral fin bases. A dark spot between vent and anal fin origin. No abdominal stripes. Caudal spot roundish.

Dorsal fin clear, lappets dusky; not black anteriorly; up to 7 terminal spot-stripes. Anal fin clear, duskier towards margin; about 4 terminal spot-stripes. Caudal fin clear, with up to 8–10 interspace-wide stripes of spots across entire depth and length of fin. Ventral fin white, outer ray faintly dusky.

Table 16. Morphometry and meristics of *Apistogramma meinkeni*. For explanation, see Tab. 5.

	n	Range	$\bar{x}$	$s(\bar{x})$	s^2
Measurements					
Head length	35	31.9– 36.7	34.0	0.22	1.67
Head depth	35	23.3– 26.6	25.5	0.13	0.60
Head width	35	14.0– 17.1	15.2	0.12	0.53
Body depth	35	30.2– 33.5	32.0	0.15	0.79
Orbit diameter	35	12.5– 15.6	13.6	0.14	0.72
Snout length	35	4.9– 7.3	6.1	0.84	0.25
Cheek depth	35	4.6– 6.6	5.8	0.08	0.22
Interorbital width	35	5.4– 6.7	6.1	0.05	0.08
Preorbital depth	35	2.0– 3.1	2.5	0.05	0.08
Dorsal base	35	54.8– 60.6	57.9	0.25	2.17
Anal base	34	17.5– 21.4	19.2	0.15	0.76
CP depth	35	12.2– 14.7	13.8	0.09	0.29
CP length	35	11.4– 14.7	13.4	0.13	0.57
Last D spine	34	14.5– 19.1	16.6	0.20	1.39
Last A spine	35	15.5– 19.8	17.5	0.19	1.25
CP/CP	35	83.3–104.3	97.0	0.79	21.78
Counts					
Squ. long.	34	22–24	23.0	0.05	0.09
Ll ₁ (c)	35	1–15	11.9	0.38	5.11
Ll ₁ (cp)	35	14–16	15.1	0.07	0.18
Ll ₂ (c)	28	2– 6	3.8	0.21	1.21
Ll ₂ (cp)	27	5– 8	6.9	0.15	0.59
Cheek scales	35	2– 3	2.9	0.55	0.10
Squ. op.	18	9–13	10.3	0.28	1.41
Squ. sop.	32	1– 5	3.8	0.13	0.52
Squ. iop.	35	2– 4	3.0	0.05	0.09
D spines	35	14–15	14.9	0.05	0.08
D _{tot}	35	21–23	22.1	0.06	0.11
A _{tot}	35	9–10	9.4	0.08	0.25
P	35	11–12	11.5	0.09	0.26
Rakers	35	1– 3	2.1	0.09	0.26
Serrations	35	0	0.0		

Size

The largest male (IRSNB 568) is 34.8/47.0 mm long, the largest female (same lot) 32.4/42.5 mm.

Geographical distribution

Known only from the type-locality, an igarapé in the R. Uaupés system, at Trovao.

Ecology

Sympatric species at the type-locality include *A. elizabethae*, *A. brevis*, and *A. uaupesi*.

Remarks

The most similar species appears to be *A. iniridae* in the R. Inirida system, a headwater of the R. Orinoco. There is general agreement in colour-pattern, dorsal and caudal fin shape of males, proportions and meristics, but also differences: *A. iniridae* is more slender (depth 27.0–34.2 % of SL, $\bar{x}$ = 30.5 %; in *A. meinkeni* 30.2–33.5 %, $\bar{x}$ = 32.0 %), lacks the caudal spot and Bar 2 spot, has fewer preventral scales (4–8; 8–11 in *A. meinkeni*) (*A. iniridae* data from Kulander, in prep. a). These species may be closely related, though.

The most similar R. Uaupés species is *A. uaupesi*, with about the same body shape, but different colouration, no united dorsal fin lappets, slightly more gillrakers ($\bar{x}$ = 3.1; $\bar{x}$ = 2.1 in *A. meinkeni*), lesser variation in the A_{tot} count (45 of 48 specimens with A_{tot} = 9; 20 with 9, 15 with 10 in *A. meinkeni*), etc. From other species of the *pertensis* group *A. meinkeni* is easily distinguished by the colour pattern. It is also the most deep-bodied species in this group.

Apistogramma uaupesi sp. nov.

(Fig. 16)

Holotype. IRSNB (Types) 594 — ♂, 27.1 mm SL.

Type-locality. Igarapé affluent de la rive droite des Uaupés (environ 20 km en amont de l'embouchure des Uaupés), Trovao, État d'Amazonas, Brésil. (0°02'N 67°26'W.)

Diagnosis. Head length 32.1–36.6 %, body depth 27.2–33.2 % of SL. CP length 81.8–104.3 % of CP depth. D. XV.6–7. A. (III.4), III.5.i–6.i. Squ. long. 22–24. Rakers 1–5. Preoperculum rarely serrate (1 of 48 specimens). Dorsal fin without produced lappets. Caudal fin rounded in females and young, roundish lanceolate in adult males. Lateral spot, frequently Bar 2 spot present. Pectoral spot present. No abdominal stripes, midventral stripe, or caudal spot. Bars nearly vanished or faint. No chest blotch. Dorsal fin not dark anteriorly. Caudal fin with colourless stripes distally. (48 specimens of both sexes, 15.4–28.0 mm.)

Etymology. *uaupesi* for the rio Uaupés, in the drainage system of which is the type-locality.

Material

Holotype. IRSNB (Types) 594 — ♂, 27.1 mm. Brasil (Amazonas), Trovao, R. Uaupés right bank, igarapé (0°02'N 67°26'W). 1967.12.09. Leg. S. M. le roi Léopold de Belgique & J.-P. Gosse (IMA 1967: Sta. 193).

Paratypes. IRSNB (Types) 595 — 28 ♂, 17.0, 17.6, 19.2, 19.4, 19.7, 20.0, 20.7, 21.2, 21.3, 21.5, 21.7, 21.8, 22.4, 22.7, 22.9, 23.2, 23.4, 24.0, 24.2, 24.2, 24.3, 24.8, 25.2, 25.8, 26.2, 27.1, 27.2, 28.0 mm; 15 ♀, 19.5, 19.7, 19.7, 19.9, 19.9, 20.3, 20.5, 20.5, 20.8, 20.9, 21.0, 22.4, 22.7, 25.6, 25.9 mm; 4 sex indet., 15.4, 16.1, 17.2, 17.2 mm. Same data as holotype.

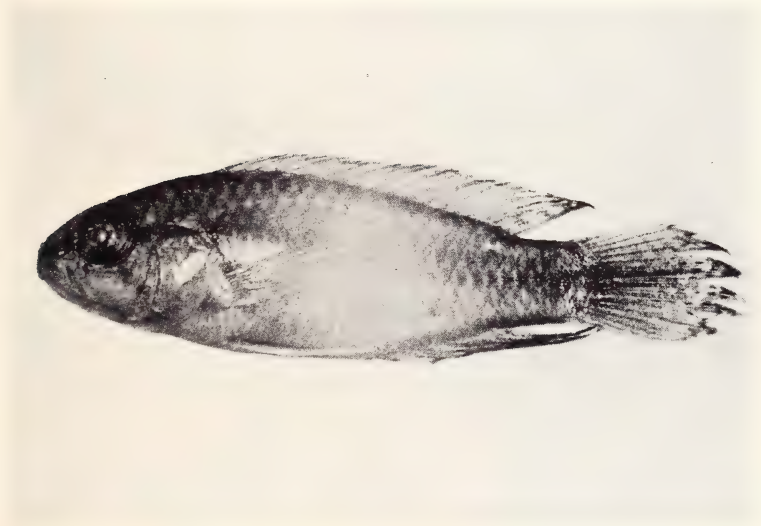


Fig. 16. Holotype of *Apistogramma uaupesi*.

Description

The material is in fine condition.

Body elongate. Head moderately elongate. Predorsal contour gently arched, descending from dorsal fin origin. Preventral head contour gently arched to almost straight, as steep as predorsal contour. Orbit tangential. Tip of maxilla exposed, to little behind anterior margin of orbit. Preoperculum with 5 denticuli in one specimen.

Predorsal scales cycloid, laterally posteriorwards to line between dorsal fin origin and orbit margin posterodorsally. Posterior cheek and dorsal opercular scales ctenoid. Squ. prd. 8–10; squ. prv. 6–9 (10 in 2 specimens). Upper lateral line with 2–5 terminal pores, only one without pores, 14 of 84 lines with 1 or 3 subserial pores, one with a subserial canal. Lower line with anterior pores, or of only pores; 3 of 62 with a caudal pore. $1/4$ to $1/3$ of caudal fin scaled; squ. caud. 3–7; outer cycloid or all scales ctenoid.

Dorsal spines increasing in length to last, the first rather long. Lappets moderately long, pointed, none produced. Soft part pointed, without prolongation; to at most middle of caudal fin in males, to caudal fin base in females. Soft anal fin similar. D. XV.6(7), XV.6.i(5), XV.7(36). D_{tot} 21(7), 22(41). A. III.4(1; obviously atypical), III.5.i(2), III.6(43), III.6.i(2). A_{tot} 7(1), 9(45), 10(2). Pectoral fin to vent or anal fin origin. Ventral fin acuminate, first ray in males long, to beyond spinous anal fin base at most, not prolonged in females, to vent. Caudal fin roundish to lanceolate in males, roundish in females and young.

Dentition biserial. Outer series in upper jaw of 45–60 teeth, inner short, little more than symphyseal. Outer series in lower jaw of about 45–50 teeth, inner symphyseal.

Colouration: Yellowish, markings brown. Bars present, but never prominent, may be next to vanished; to lower edge of pectoral axilla or anal fin base; more apparent in females and young, than in adult males; broader than interspaces; more intense near dorsal fin, as spots, not into dorsal fin. Lateral band from moderately wide postorbital stripe; very even-edged in the holotype, more spotty in the smaller specimens; about $1\frac{1}{2}$ scale deep; to caudal fin base, on and above lower lateral line. Lateral spot roundish, little or not deeper than band. Frequently a prominent spot in band on Bar 2.

Superorbital stripe distinct in young only; suborbital stripe narrow, reaching hardly more than across cheek. Pectoral spot present. No abdominal or midventral stripes, or caudal spot.

Dorsal fin dusky, darker close to lappets, which clear; not black anteriorly; 2–3 terminal spot-stripes. Anal fin dusky or colourless; holotype with darker marginal seam; 2–3 terminal spot-stripes. Caudal fin dusky; clear vertical spot-stripes on distal half; lateral band faintly continued on scaled part. Ventral fin white.

Size

The largest male is 28.0/c. 37 mm long, the largest female 25.9/c. 34 mm in length.

Table 17. Morphometry and meristics of *Apistogramma uaupesi*. For explanation, see Tab. 5.

	n	Range	$\bar{x}$	$s(\bar{x})$	s^2
Measurements					
Head length	48	32.1— 36.6	33.8	0.13	0.80
Head depth	48	24.6— 27.6	26.1	0.09	0.40
Head width	48	14.3— 17.4	15.5	0.10	0.45
Body depth	48	27.2— 33.2	31.1	0.15	1.13
Orbit diameter	48	12.9— 15.5	14.3	0.09	0.37
Snout length	47	4.5— 7.9	6.4	0.09	0.37
Cheek depth	48	3.9— 6.2	5.5	0.06	0.19
Interorbital width	48	5.2— 7.1	6.6	0.05	0.13
Preorbital depth	44	1.7— 3.0	2.5	0.04	0.08
Dorsal base	44	53.5— 60.8	56.6	0.20	1.90
Anal base	44	16.9— 20.7	19.2	0.13	0.70
CP depth	48	13.0— 15.2	14.1	0.08	0.30
CP length	47	11.2— 14.0	12.9	0.08	0.28
Last D spine	47	13.1— 16.6	14.9	0.13	0.80
Last A spine	48	14.8— 18.3	16.4	0.13	0.72
CP/CP	47	81.8—104.3	92.1	0.77	27.55
Counts					
Squ. long.	45	22—24	23.0	0.03	0.05
Ll ₁ (c)	46	9—14	11.5	0.18	1.50
Ll ₁ (cp)	47	13—16	14.6	0.10	0.51
Ll ₂ (c)	35	0— 6	3.4	0.21	1.60
Ll ₂ (cp)	35	4— 8	6.5	0.12	0.49
Cheek scales	48	3	3.0		
Squ. op.	18	8—10	8.8	0.17	0.54
Squ. sop.	41	2— 5	3.2	0.10	0.39
Squ. iop.	48	3	3.0		
D spines	48	15	15.0		
D _{tot}	48	21—22	21.9	0.05	0.13
A _{tot}	48	7—10	9.0	0.05	0.13
P	48	11—12	11.9	0.04	0.08
Rakers	48	1— 5	3.1	0.10	0.50
Serrations	48	5 in one specimen only			

Geographical distribution

Known only from the type-locality, a creek at Trovao, on the right bank of the R. Uaupés.

Ecology.

Sympatric species at the type-locality: *A. elizabethae*, *A. brevis*, and *A. meinkei*. A 15.4 mm specimen may be estimated to be 1—2 months old, i.e. from October-November.

Remarks

The clear instead of dark spot-stripes in the caudal fin is the foremost characteristic of this species, which by the other characters may be placed in the *pertensis* group. It shows no clear affinity or similarity with any particular other species. The most similar species in the R. Uaupés is the sympatric *A. meinken*i, but they are easily told apart (see p. 122).

Apistogramma pertensis

Heterogramma taeniatum pertense Haseman, 1911. Ann. Carnegie Mus. 7: 359.

Holotype. FMNH 54171 — ♂?, 26.4 mm SL.

Type-locality. Manaos. (= Manaus, Estado do Amazonas, Brazil, 3°06'S 60°00'W.)

Diagnosis (revised). Head length 29.6–37.2 %, body depth 26.0–32.3 % of SL. CP length 77.8–123.5 % of CP depth. D. XIV.7–8, XV.6–7, XVI.6. A. III.4–7. Squ. long. 22–24. Rakers 1–3. Preoperculum usually serrate (2–41 denticuli). Dorsal fin without produced lappets, occasionally united posteriorly in adult males. Caudal fin rounded (females) to almost lanceolate (adult males). Lateral spot, small pectoral spot, occasionally a midventral stripe in females, and caudal spot present. No abdominal stripes. Bars as traces in females and young, occasionally in adult males. No chest blotch. Dorsal fin not dark anteriorly. Caudal fin with up to 6 vertical stripes of spots, faint in males, prominent in females and young. (62 specimens of both sexes, 14.5–38.8 mm SL.)

Bibliography

- Heterogramma taeniatum* (pt), Haseman, 1911c: 359 (no descr.; loc.: Manaos, in a creek [FMNH 54169]).
- Heterogramma taeniatum pertense* Haseman, 1911c: 359 (protolog, brief descr.; locs.: Manaos [holotype FMNH 54171]; Santarem, Rio Tapajos; as "var." of *H. taeniatum* (Günther)).
- Heterogramma taeniatum* var. *pertense* Haseman, 1911c: pl. 66 (retouched monochrome photo of holotype in lateral aspect).
- Apistogramma pertense* Regan, 1913: 282 (in list of species in the genus; no specimens; name, distr.; new comb., new rank), 283 ("...is the species usually known as *H. [eterogramma] taeniatum* [(Günther)]."; close to *A. amoenus* [(Cope)]; differences from *A. amoenus* and *A. agassizii* [(Steindachner)]; no specimens).
- [*Heterogramma pertense*] A. de Miranda Ribeiro, 1918: 17 (elevated to species rank; no specimens; ref. Haseman [1911c]).
- Heterogramma taeniatum pertense* Henn, 1928: 96 (in list of CM type-specimens; lists "Type").
- Apistogramma pertense* Pellegrin, 1936: 57 (close relative of *A. p.* var. *bitaeniata* Pellegrin; no specimens; ref. Haseman [1911c], Regan [1913]; differences from *A. p.* var. *bitaeniata*).
- Apistogramma taeniatum pertense* Fowler, 1954: 276 (incomplete bibliography), Fig. 865 (sketch, based on pl. 66 in Haseman [1911c]).
- ?*Apistogramma pertense* Meinken, 1961a: 135 (presence in Letitia [= Leticia, Colombia] area indicated; no specimens; no ref.).

Apistogramma pertense Meinken, 1962: 141 (in key-like list of *Apistogramma* spp.; name, distr.; no specimens, no ref.).

?*Apistogramma pertense* Meinken, 1969c: 166 (note on distr.; no specimens; no ref.).

Etymology. *pertense* (Lat., adj.), from *pertinere*, to belong [as variety to *A. taeniata* (Günther)]. Not explained by Haseman.

Material

Specimens. FMNH 54169 (CM 2739) — ♂, 14.5 mm. Brasil (Amazonas), Manaus, "creek" (3°06'S 60°00'W). 1909.11.29. Leg. J. D. Haseman (ECMCSA 3036–3155).
 IRSNB 18.598 — 5 ♂, 16.3, 16.8, 21.8, 24.3, 26.2 mm; 11 ♀, 14.5, 15.8, 20.0, 20.6, 20.7, 21.1, 21.3, 21.4, 21.6, 22.7, 25.3 mm; 2 sex indet., 20.9, 24.0 mm. Brasil (Pará), Santarem, Igarapé Mapiri (2°26'S 54°42'W). 1963.11.30. Leg. G. Marlier (Sta. 145).
 IRSNB 18.599 — 8 ♂, 24.7, 25.2, 25.9, 26.6, 28.2, 30.0, 30.1, 32.2 mm; 4 ♀, 22.3, 23.0, 23.2, 23.3 mm. Brasil (Amazonas), Arquipélago das Anavilhanas, R. Negro left bank, Igarapé (3°00'S 60°45'W). 1967.11.18. Leg. S. M. le roi Léopold de Belgique & J.-P. Gosse (IMA 1967: Sta. 179).
 IRSNB 18.600 — 11 ♂, 23.0, 23.5, 27.2, 28.3, 28.7, 29.3, 30.9, 31.0, 31.3, 31.4, 31.7 mm; 8 ♀, 22.0, 24.0, 24.0, 24.9, 25.0, 25.1, 25.3, 26.8 mm. Brasil (Amazonas), Arquipélago das Anavilhanas, R. Negro left bank, Igarapé (3°00'S 60°45'W). 1967.11.19. Leg. S. M. le roi Léopold de Belgique & J.-P. Gosse (IMA 1967: Sta. 180).
 IRSNB 18.601 — 4 ♂, 24.0, 35.7, 37.1, 38.8 mm; ♀, 29.9 mm. Brasil (Amazonas), R. Preto da Eva, Igarapé Tapaiuna, igapo (3°08'S 59°18'W). 1964.01.28. Leg. G. Marlier (Sta. 186).
 IRSNB 18.602 — 4 ♂, 29.7, 31.7, 35.5, 36.5 mm; 2 ♀, 26.1, 27.1 mm. Brasil (Amazonas), alto R. Preto da Eva (3°08'S 59°18'W). 1964.02.28. Leg. G. Marlier (Sta. 196).
 SMF unreg. — ♀, 19.8 mm. Brasil (Amazonas), Manacapuru (3°16'S 60°37'W). 1925.07. Leg. W. Ehrhardt.

Specimens not included in the following description are: BMNH 1925.10.28: 404–410 (8 specimens, 22.1–25.0 mm, Lake at Manacapuru, Leg. W. Ehrhardt), BMNH 1925.10.28: 411–413 (4, 22.3–24.5, data as preceding), BMNH 1926.10.27: 476 (1, 31.1 mm. Monte Alegre, Leg. C. Ternetz), BMNH 1926.10.27: 478–487 (18, 23.3–33.8 mm, data as preceding), and a lesser number of aquarium specimens (BMNH, SMF, coll. Erik Åhländer, coll. Mark McMaster, pers. coll.).

Description

Fresh material fine, older specimens rather poor.

Body elongate. Head elongate. Predorsal contour about straight, descending from between dorsal fin origin and middle of spinous dorsal fin base, very little arched. Preventral head contour about as steep, little curved. Snout short, rounded; dorsal profile slightly steeper, or profiles equal, convex, ventral concave or straight. Orbit tangential. Tip of maxilla exposed, to anterior margin of orbit or slightly behind. Preoperculum with 3–41 denticuli in 48 of 62 specimens.

Predorsal scales cycloid between orbits and along median to dorsal fin, sometimes a slightly broader band of cycloid predorsal scales. Posterior cheek and dorsal opercular, occasionally dorsal subopercular scales ctenoid. Squ. prd. 7–10; squ. prv. 6–8. No terminal pores in 3 upper lateral lines, 1–7 in the rest; 1–4 subserial pores in 86 of 106 lines. Lower line with anterior pores except in one line; only pores in some smaller specimens; 10 of 96 lines continued by one pore or canal on caudal fin. About 1/4 of caudal fin scaled; squ. caud. 4–9; outer cycloid.

Dorsal spines increasing in length to last. Lappets in adult males rather long, less than or about 1/2 spine lengths, but no individual lappets produced; in the largest IRSNB 18.601 males the posterior dorsal lappets united beyond spine tips; in females and young short, rounded. Soft part in adult males pointed, a short extension to beyond middle of caudal fin; in females and young pointed, to behind caudal fin base. Soft anal fin similar, slightly shorter. D. XIV.7(4), XIV.8(1), XV.6(5), XV.6.i(2), XV.7(44), XVI.6(5), XV.?(1). D_{tot} 21(9), 22(52). A.III.4(1), III.5.i(5), III.6(47), III.6.i(6), III.7(2), III.?(1). A_{tot} 7(1), 9(52), 10(8). Pectoral fin to vent. Ventral fin pointed, with much prolonged first ray in large males, to at most end of anal fin base, unextended in females and young, to about anal fin origin at most. Caudal fin in adult males roundish to almost lanceolate, ray 8 commonly longest, but no streamer; in females and young rounded.

Dentition biserial. In upper jaw an outer series of 40–50 teeth, and an inner nearly as long or half as long. In lower jaw an outer series of 40–55 teeth, an inner short, or, by scattered teeth, as long as outer; in some large specimens a few symphyseal teeth behind the inner series. In large individuals a notable strengthening of the anteriormost at least in upper jaw.

Colouration: Yellowish, paler ventrally. Markings brown. Back scales faintly dark-edged, more evident in large specimens. No traces of bars in adult males. Females with faint, dorsally and ventrally confluent Bars 2–7, broader than interspaces, which appear as pale spots above and below lateral band, particularly after Bars 2, 3, and 4. Slightly darker narrowly on back, close to dorsal fin base. Some IRSNB 18.600 males with female body colour pattern. Lateral band from moderately wide postorbital stripes, rather narrow, about 1 scale deep, to Bar 7, above lower lateral line. Lateral spot oblong, extended little above band.

Suborbital and superorbital stripes very faint. Pectoral spot small. No abdominal stripes. Occasionally a short midventral stripe in females. Caudal spot median, roundish (adult males) or vertically extended along fin base (females and young).

Dorsal fin not quite colourless, lappets brownish, an oblong dot near base of each membrane; up to 6 terminal spot-stripes in males, up to 4 in females. Not black anteriorly. Anal fin not quite colourless, basally whitish in males, 0–3 terminal spot-stripes. Caudal fin clear, in adult males up to 6 very weak vertical stripes of dots from margin to margin from base to distal end; in females and young up to 4 prominent stripes. Ventral fin white.

Table 18. Morphometry and meristics of *Apistogramma pertensis*. For explanation, see Tab. 5.

	n	Range	$\bar{x}$	$s(\bar{x})$	s^2
Measurements					
Head length	61	29.6— 37.2	32.8	0.16	1.48
Head depth	61	22.0— 26.8	24.3	0.12	0.85
Head width	60	12.6— 16.3	14.7	0.11	0.72
Body depth	61	26.0— 32.3	29.8	0.19	2.20
Orbit diameter	61	10.8— 15.2	12.9	0.10	0.57
Snout length	60	4.1— 7.6	6.4	0.09	0.46
Cheek depth	61	4.5— 6.8	5.5	0.07	0.31
Interorbital width	61	5.6— 7.0	6.3	0.04	0.09
Preorbital depth	56	1.9— 3.4	2.5	0.04	0.09
Dorsal base	59	54.8— 61.6	58.4	0.21	2.61
Anal base	57	15.9— 21.6	19.4	0.15	1.21
CP depth	61	11.7— 14.8	13.7	0.08	0.39
CP length	61	10.9— 14.7	12.9	0.09	0.53
Last D spine	54	11.7— 19.3	16.3	0.27	4.05
Last A spine	61	14.1— 19.6	16.7	0.18	2.04
CP/CP	61	77.8—123.5	94.6	0.86	44.80
Counts					
Squ. long.	60	22—24	22.8	0.07	0.28
Ll ₁ (c)	58	7—14	11.6	0.16	1.55
Ll ₁ (cp)	58	11—16	14.4	0.12	0.81
Ll ₂ (c)	53	1— 7	3.7	0.18	1.69
Ll ₂ (cp)	55	6— 9	6.8	0.10	0.57
Cheek scales	61	1— 3	2.1	0.07	0.26
Squ. op.	32	9—14	11.3	0.21	1.42
Squ. sop.	48	3— 5	4.2	0.10	0.44
Squ. lop.	62	1— 3	2.5	0.08	0.38
D spines	62	14—16	15.0	0.05	0.16
D _{tot}	61	21—22	21.9	0.05	0.13
A _{tot}	61	7—10	9.1	0.06	0.19
P	62	11—12	11.8	0.05	0.19
Rakers	62	1— 3	1.9	0.08	0.38
Serrations	62	0—41	14.9	1.43	125.93

Size

The largest male is 38.8/53.0 mm, the largest female 29.9/39.7 mm long (both IRSNB 18.601).

Geographical distribution

Found on the left bank of the R. Amazonas and lower R. Negro near Manaus, Manacapuru, and Monte Alegre, and near Santarem on the right bank.

Ecology

Limnological data for the Lago R. Preto da Eva were given by Marlier (1965, 1967), but *A. pertensis*, like most other *Apistogramma* spp., appears to prefer running water, and was not found by Marlier in the lake proper.

In the Anavilhanas igarapé it was found with *A. regani*, and the similar *A. gephyra*, at Manacapuru, in R. Preto da Eva creeks, and in Igarapé Mapiri with *A. agassizii*.

Small specimens from late November (14.5 mm; IRSNB 18.598, and FMNH 54169) may indicate reproduction in October near Manaus and Santarem.

Remarks

Haseman (1911c) described this species as a variety (equivalent to subspecies in modern taxonomy) of *A. taeniata*. He was corrected by Regan (1913), and A. de Miranda Ribeiro (1918), who raised the variety to species rank. Neither Haseman nor A. de Miranda Ribeiro knew the true *A. taeniata* though. Fowler (1954) listed *pertensis* as a subspecies of *A. taeniata*. Regan (1913) considered *A. pertensis* close to *A. amoena*, but his specimens of the latter are the Ucayali specimens possibly close to *A. moae* (see p. 64, this paper). I see no reason at all to consider *A. pertensis* close to *A. taeniata* or to the *regani* group (including *A. taeniata* of Haseman and A. de Miranda Ribeiro). It is also clearly distinct from *A. bitaeniata*, once described as a variety of *A. pertensis*.

The recently discovered *A. iniridae*, *A. gephyra*, *A. pulchra*, *A. meinkeni*, and *A. uaupesi* instead appear to be its closest relatives. With these it has in common united posterior dorsal fin lappets, rounded caudal fin in males, naked throat, no black spot anteriorly in the dorsal fin, very elongate body shape, etc. (characters listed not found all in all species, though).

A. pertensis differs from *A. gephyra* in the unusually serrate preoperculum, fewer preventral scales (6–8 vs. 8–10), more L_2 scales (6–9 vs. 2–6), colouration, etc. It differs very much from *A. pulchra* in colouration, but also in the narrower caudal peduncle (11.7–14.8 % of SL; 14.2–15.6 % in *A. pulchra*), etc. *A. meinkeni* and *A. uaupesi* are two deeper species, both with Bar 2 spot, the latter also without caudal spot. *A. iniridae* has a different colour pattern, is otherwise very similar, differing only insignificantly in meristics.

Unfortunately, it has been impossible to reexamine the holotype, but the species is easily recognized on Haseman's (1911c) plate.

A. pertensis is now and then described in aquarium literature, but I have seen no description or figure that is of the species here described. It has been imported as aquarium fish, however, as evidenced by specimens in the BMNH (1909.12.4:6, 1913.7.25:23, both ded. J. P. Arnold), SMF (unreg. ded. Tropicarium Frankfurt,

1956), and private collections listed above (U. S. and European imports). Goldstein's (1973) figure, p. 127, seems to show this species, but is apparently not of a captivated fish.

Meinken (1961a) indicated that this species is found in the Leticia region, but I strongly doubt that it is distributed so far upstream the R. Solimões.

Apistogramma geophyra sp. nov.

(Fig. 17)

Holotype. IRSNB (Types) 581 — ♂, 32.5 mm SL.

Type-locality. Igarapé affluent de la rive gauche du Rio Negro, dans l'Archipel des Anavilhanas, État d'Amazonas, Brésil. (3°00'S 60°45'W.)

Diagnosis. Head length 30.4–35.9 %, body depth 28.9–33.0 % of SL. CP length 77.8–95.0 % of CP depth. D. XV.6.i–8, XVI.6. A. III.6–7. Squ. long. 22–24. Rakers 1–2. Preoperculum entire. Dorsal fin without produced lappets. Caudal fin rounded (females) to slightly lanceolate (adult males). Lateral spot, occasionally small pectoral spot, occasionally midventral stripe present. No abdominal stripes or caudal spot. Bars at most as traces, in females. No chest blotch. Dorsal fin not dark anteriorly. Caudal fin with a stripe along middle rays, interrupted in females; dark distal margin in males. (18 specimens of both sexes, 17.5–32.5 mm SL).

Etymology. *geophyra* (Greek noun), a bridge, with reference to the superficial morphological intermediacy between *A. agassizii* and *A. pertensis*, belonging to different groups of species.

Material

Holotype. IRSNB (Types) 581 — ♂, 32.5 mm. Brasil (Amazonas), Arquipélago das Anavilhanas, R. Negro left bank, Igarapé (3°00'S 60°45'W). 1967.11.18. Leg. S. M. le roi Léopold de Belgique & J.-P. Gosse (IMA 1967: Sta. 179).

Paratypes. IRSNB (Types) 582 — 3 ♂, 27.0, 28.4, 29.3 mm; 3 ♀, 17.5, 26.2, 27.4 mm. Same data as holotype.
IRSNB (Types) 583 — 4 ♂, 25.6, 26.0, 28.5, 29.1 mm; 4 ♀, 18.9, 19.7, 22.7, 24.0 mm. Brasil (Amazonas), Arquipélago das Anavilhanas, R. Negro left bank, Igarapé (3°00'S 60°45'W). 1967.11.19. Leg. S. M. le roi Léopold de Belgique & J.-P. Gosse (IMA 1967: Sta. 180).

Specimens. IRSNB 15.791 — ♂, 25.2 mm; 2 ♀, 18.7, 19.8 mm. Brasil (Pará), Lago Jurucui, Igarapé Grande (2°30'S 54°56'W). 1963.12.06. Leg. G. Marlier (Sta. 147).

Description

The type-series is in fine condition, the small Igarapé Grande specimens acceptable.



Fig. 17. Holotype of *Apistogramma gephyra*.

Body moderately elongate. Head moderately elongate. Predorsal contour almost straight descending from dorsal fin origin. Preventral head contour less or as steep as predorsal contour. Snout rounded, profiles equal, convex, or ventral concave. Orbit subtangential. Tip of maxilla exposed, to slightly behind anterior margin of orbit. Preoperculum entire.

Predorsal scales cycloid laterally posteriorwards to line between dorsal fin origin and about preoperculum dorsal tip. Dorsal or most opercular, posterior cheek, occasionally dorsal subopercular scales ctenoid. Squ. prd. 9–10; squ. prv. 8–10. Upper lateral line with terminal pores except in 6 lines, 1–3 subserial pores in 9, a subsubserial in 1, of 34 lines. Anterior pores in lower lateral line except in 2 lines; a caudal canal or pore in 5 of 30 lines. $1/4$ to more than $1/3$ of caudal fin scaled; squ. caud. 3–9; outer cycloid or all ctenoid.

Dorsal spines increasing in length to last. Lappets moderate, pointed, none produced. Soft part pointed, without extension to $1/3$ of caudal fin (females); little produced, to at most middle of caudal fin (males). Soft anal fin similar, to $1/3$ of caudal fin. D. XV.6.i(1), XV.7(11), XV.7.i(1), XV.8(2), XVI.6(3; IRSNB 15.791). D_{tot} 22(15), 23 (3). A. III.6(12), III.6.i(1), III.7(4), III.?(1). A_{tot} 9(12), 10(5). Pectoral fin to vent. Ventral fin pointed, unextended in females, in males first ray slightly produced, to at most soft anal fin origin. Caudal fin rounded in young and females; in large males middle rays slightly prolonged (gives lanceolate fin shape), but by far not so much as in *A. agassizii*.

Dentition in upper jaw biserial: an outer series of about 50–60 teeth, an inner of varying lengths, at most nearly as long as the outer. Triserial dentition in lower

jaw: an outer series of 40–60 teeth, an inner little more than symphyseal, a middle very short, symphyseal.

Colouration: Yellowish brown, with brown markings. No conspicuous dark-edging of scales. Bars absent in males, in females very faint, apparent only from inconspicuous pale spots above and below lateral band. Nape, back close to dorsal fin, and basal dorsal fin, dark. Lateral band in males from moderately wide postorbital stripe, $1-1\frac{1}{2}$ scale wide, broadening to lateral spot, posteriorly uniformly wide, more intense anteriorly, to middle of caudal peduncle, above and on lower lateral line. In females postorbital stripe inconspicuous, lateral band somewhat narrower than in males, not more intensely pigmented before lateral spot. Lateral spot roundish, in females little extended above band, not in males.

Table 19. Morphometry and meristics of *Apistogramma geophyra*. For explanation, see Tab. 5.

	n	Range	$\bar{x}$	$s(\bar{x})$	s^2
Measurements					
Head length	18	30.4–35.9	32.3	0.36	2.30
Head depth	18	23.2–26.3	24.4	0.19	0.67
Head width	18	14.3–16.2	15.2	0.12	0.27
Body depth	18	28.9–33.0	31.0	0.28	1.38
Orbit diameter	18	11.6–13.4	12.3	0.12	0.25
Snout length	18	5.1– 7.0	6.1	0.11	0.22
Cheek depth	18	4.2– 6.8	5.6	0.15	0.43
Interorbital width	18	6.0– 8.0	6.8	0.12	0.27
Preorbital depth	18	1.7– 2.4	2.1	0.04	0.02
Dorsal base	18	56.3–61.8	59.3	0.36	2.39
Anal base	17	17.6–21.5	19.4	0.22	0.82
CP depth	18	13.6–15.8	14.6	0.14	0.38
CP length	18	11.1–14.6	12.9	0.16	0.47
Last D spine	15	13.7–17.9	15.7	0.29	1.30
Last A spine	18	15.1–17.9	16.3	0.16	0.48
CP/CP	18	77.8–95.0	88.1	1.00	18.17
Counts					
Squ. long.	17	22–24	22.9	0.10	0.18
Ll ₁ (c)	17	10–16	12.8	0.39	2.57
Ll ₁ (cp)	18	13–16	14.6	0.20	0.73
Ll ₂ (c)	17	2– 6	4.2	0.31	1.65
Ll ₂ (cp)	17	6– 7	6.5	0.12	0.26
Cheek scales	18	1– 3	2.3	0.16	0.45
Squ. op.	10	11–12	11.5	0.16	0.28
Squ. sop.	15	3– 6	4.5	0.19	0.55
Squ. iop.	18	2– 3	2.9	0.06	0.06
D spines	18	15–16	15.2	0.09	0.15
D _{tot}	18	22–23	22.2	0.09	0.15
A _{tot}	17	9–10	9.3	0.11	0.22
P	18	11–12	11.5	0.12	0.26
Rakers	18	1– 2	1.2	0.09	0.15
Serrations	18	0	0.0		

Suborbital stripe across cheek, rather faint; superorbital as trace. Pectoral spot small, faint, not in all specimens. No abdominal stripes and no caudal spot. A faint narrow midventral stripe in some specimens.

Dorsal fin dusky, base darker; lappet tips white in males; anterior membranes not dark; about 3 terminal spot-stripes; edge of soft part darkened. Anal fin whitish to clear, with dark seam. Caudal fin clear; continuation of lateral band, fainter and narrower posteriorwards, along middle part, to end of fin in males, in females broken up into bars, particularly intense near base of fin, up to 6, wider than interspaces. In males also up to 6 spot-stripes across middle caudal fin rays, near middle band; edges of rays dark. One IRSNB 583 male lacks caudal fin cross-stripes and dark edge. Ventral fin white.

Size

The largest male (holotype) is 32.5/46.1 mm, the largest female (IRSNB 582) 27.4/36.8 mm long.

Geographical distribution

Known from the type-locality in the Arquipélago das Anavilhanas, and Lago Jurucuí near Santarem.

Ecology

Found together with *A. regani* and *A. pertensis* in the Anavilhanas creek. The Lago Jurucuí, a small clear water lake, was described briefly by Marlier (1965, 1967), but *A. gephyra* obviously does not occur in the lake proper.

Remarks

Superficially this species may be taken for a slightly aberrant *A. agassizii*, but it appears rather to be related to *A. pertensis*, to which it is also very similar. It differs slightly from both these species in colouration, and also meristically and morphometrically but slightly. From *A. pulchra* it is well separated by the longer dorsal fin base (56.3–61.8 % of SL, $\bar{x}$ = 59.3 %; in *A. pulchra* 55.1–57.8 %, $\bar{x}$ = 56.2 %). I here place it with *A. pertensis* for reason of the lack of dorsal fin spot, and the few chest scales, but the relationships remain somewhat obscure.

Apistogramma pulchra sp. nov.

(Fig. 18)

Holotype. IRSNB (Types) 584 — ♂, 32.2 mm SL.**Type-locality.** Rio Preto, affluent de la rive gauche du Rio Candeias à 25 km de Porto-Velho, Territoire du Rondonia, Brésil. (8°46'S 63°45'W.)**Diagnosis.** Head length 31.6–33.7 %, body depth 28.6–31.6 % of SL. CP length 80.4–96.3 % of CP depth. D. XIV.7–8, XV.7–8, XVI.7. A. III.6–7. Squ. long. 23. Rakers 1–2. Preoperculum entire. Dorsal fin without produced lappets. Caudal fin rounded. Lateral spot, small pectoral spot, occasionally midventral stripe present. No abdominal stripes or caudal spot. No bars. No chest blotch. Dorsal fin not dark anteriorly. Caudal fin colour pattern varying: immaculate, up to 5 vertical spot-stripes on dorsal lobe, or about 6 stripes on middle; dark-seamed. (8 males, 21.4–32.2 mm SL, 1 female, 19.0 mm SL.)**Etymology.** *pulchra* (Lat., adj.), handsome, in allusion to the carefully blended colour pattern and the slender body shape.Fig. 18. Holotype of *Apistogramma pulchra*.**Material****Holotype.** IRSNB (Types) 584 — ♂, 32.2 mm. Brasil (Rondônia), R. Preto (8°46'S 63°45'W). 1967.11.24. Leg. S. M. le roi Léopold de Belgique & J.-P. Gosse (IMA 1967: Sta. 182).

Paratypes. IRSNB (Types) 585 — 7 ♂, 21.4, 25.5, 26.0, 26.4, 27.6, 29.4, 31.2 mm; ♀, 19.0 mm. Same data as holotype.

Description

All specimens in excellent condition.

Body elongate. Head moderately elongate. Predorsal contour gently curved, descending from dorsal fin origin, steeper on snout. Preventral head contour less steep, about straight or gently arched. Snout rounded, rather broad, dorsal profile steeper, arched, ventral more or less concave. Orbit tangential. Tip of maxilla exposed, to anterior margin of orbit or slightly behind. Preoperculum entire.

Predorsal scales cycloid, laterally posteriorwards to vertical from preoperculum vertical edge. Opercular and posteriormost cheek scales ctenoid. Squ. prd. 9–10; squ. prv. 9–10. Upper lateral line usually with 1–2 terminal pores, and occasionally 1–2 subserial pores or canals; lower with (0)1–3 pores; a caudal pore on one side in one specimen. 1/5 to 1/4 of caudal fin scaled; squ. caud. 4–5; all ctenoid.

Dorsal spines subequal from 7th, increasing in length to last. Lappets moderately long, more or less truncate. Soft part pointed, in the largest male prolonged, 2nd or 3rd ray to almost caudal fin end; to 1/3 of caudal fin or less, without elongation, in the smaller specimens. Soft anal fin similar, but shorter. D. XIV.7(1), XIV.8(2), XV.7(4), XV.8(1), XVI.7(1). D_{tot} 21(1), 22(6), 23(2). A. III.6(6), III.6.i(1), III.7(2). A_{tot} 9(6), 10(3). Pectoral fin to about vent. Ventral fin pointed, short prolongation of first ray to middle of soft anal fin base at most. Caudal fin rounded.

Dentition biserial in both jaws. The outer series of 40–50 teeth, the inner short, little more than symphyseal. Anteriormost teeth notably stronger and well spaced.

Colouration: Yellowish, somewhat darker dorsally, with brown markings and conspicuously dark-rimmed scales. No bars, but in the female hardly apparent light spots along band above and below, reflecting bar interspaces. Back dark along dorsal fin base, broadening rostrally to nape, not or only little extended into dorsal fin base (*A. agassizii* back pattern). Lateral band from narrow postorbital stripe, 1 scale deep to lateral spot, posteriorly 1½–2 scales deep into caudal fin on middle rays narrowing, not past middle of fin length. Scale edges conspicuously dark also in band. Band almost vanished in the two largest specimens.

Suborbital stripe absent or a very pale ill-defined spot below the eye; superorbital stripe in the smallest specimen only. Pectoral spot small. No abdominal stripes. A midventral stripe in one male only. No caudal spot.

Dorsal fin dusky, lappets clear; soft part clear or dusky, edge clear; not black on anterior membranes. Anal fin clear to whitish, dusky-seamed. Caudal fin dark-

seamed as in *A. gephyra*, but narrower. Three types of caudal fin pattern: a) up to 5 ill-defined vertical spot-stripes on dorsal half near middle in upper lobe, b) immaculate, c) about 6 bars along middle, continuing band continuation and broader than it. Ventral fin white.

Size

The holotype is the largest male known, 32.2/43.9 mm long. The only female is 19.0/26.8 mm in length.

Table 20. Morphometry and meristics of *Apistogramma pulchra*. For explanation, see Tab. 5.

	n	Range	$\bar{x}$	$s(\bar{x})$	s^2
Measurements					
Head length	9	31.6–33.7	32.6	0.21	0.40
Head depth	9	24.2–26.1	25.1	0.23	0.47
Head width	9	14.4–16.8	15.4	0.26	0.59
Body depth	9	28.6–31.6	30.0	0.28	0.73
Orbit diameter	9	12.1–14.2	12.8	0.21	0.41
Snout length	9	5.9– 7.2	6.7	0.16	0.23
Cheek depth	9	5.1– 5.8	5.6	0.08	0.05
Interorbital width	9	6.3– 7.1	6.7	0.09	0.07
Preorbital depth	9	1.9– 2.3	2.1	0.05	0.03
Dorsal base	9	55.1–57.8	56.2	0.33	1.00
Anal base	9	16.7–20.2	18.2	0.35	1.11
CP depth	9	14.2–15.6	14.9	0.15	0.21
CP length	9	11.9–14.1	13.3	0.23	0.49
Last D spine	9	14.2–18.0	16.4	0.49	2.12
Last A spine	9	14.6–17.3	15.7	0.30	0.81
CP/CP	9	80.4–96.3	89.2	1.97	34.85
Counts					
Squ. long.	8	23	23.0		
Ll ₁ (c)	8	12–15	12.9	0.35	0.98
Ll ₁ (cp)	8	13–15	14.4	0.26	0.55
Ll ₂ (c)	8	4– 6	4.6	0.26	0.55
Ll ₂ (cp)	8	6– 8	7.0	0.27	0.57
Cheek scales	9	2– 3	2.8	0.15	0.19
Squ. op.	8	8–12	10.6	0.46	1.70
Squ. sop.	9	4– 6	5.0	0.24	0.50
Squ. iop.	9	2– 3	2.6	0.18	0.28
D spines	9	14–16	14.8	0.22	0.44
D _{tot}	9	21–23	22.1	0.20	0.36
A _{tot}	9	9–10	9.3	0.17	0.25
P	9	11	11.0		
Rakers	9	1– 2	1.1	0.11	0.11
Serrations	9	0	0.0		

Geographical distribution

Known but from the type-locality, a small river tributary of the R. Candeias, itself a tributary of the R. Madeira, near Pôrto Velho.

Remarks

This is the first species in the genus to be reported with certainty from the R. Madeira system in Brazil. Several species are known from the Bolivian tributaries and the R. Guaporé, however, e.g. *A. luelingi* in the R. Chapare (Kullander, 1976), and *A. trifasciata* in the R. Guaporé (e.g. Haseman, 1911c).

Its characters place it in the *pertensis* group, but it is distinguished from its closest relatives there by the colour pattern, rather few dorsal spines (14–16, $\bar{x} = 14.8$; 14–16, $\bar{x} = 14.9$ in the others), etc. (see also pp. 96, 130, and 134).

A. trifasciata is closest geographically (a sample from Igarapé de Palheta, above Guajará-Mirim, R. Mamoré, IRSNB 18.603), but it is morphologically distinct (produced dorsal fin lappets in males, more robust shape, a stripe obliquely between pectoral and anal fins).

Apistogramma roraimae sp. nov.

(Fig. 19)

Holotype. IRSNB (Types) 565 — ♀, 20.5 mm SL.

Type-locality. Igarapé Uazinho à environ 10 km de Boa Vista sur la route Boa Vista — Caracarai, Territoire du Rio Branco, Brésil. (2°49'N 60°40'W.)

Diagnosis. Head length 31.7–36.3 %, body depth 32.2–37.6 % of SL. CP length 73.7–83.9 % of CP depth. D. XV.6.i–7. A. III.6–7. Squ. long. 22–23. Rakers 1–2. Preoperculum entire. Dorsal fin without produced lappets. Caudal fin rounded. Lateral spot present. No pectoral spot, abdominal stripes, midventral stripe, caudal spot, bars or chest blotch. Dorsal fin not dark anteriorly. Caudal fin immaculate except for lateral band continued on middle rays. (5 specimens of both sexes, 18.3–23.4 mm SL.)

Etymology. *roraimae* for the Território Roraima (Rio Branco).

Material

Holotype. IRSNB (Types) 565 — ♀, 20.5 mm. Brasil (Roraima), 10 km on road Boa Vista — Caracarai, Igarapé Uazinho (2°49'N 60°40'W). 1962.11.29. Leg. J.-P. Gosse (IMA 1962: Sta. 21).

Paratypes. IRSNB (Types) 566 — sex indet., 18.3 mm. Same data as holotype.
 IRSNB (Types) 588 — ♂, 23.4 mm; ♀ 18.6 mm. Brasil (Roraima), 4 km west of road Boa Vista — Caracarai, small temporary pool (2°49'N 60°40'W). 1962.11.29. Leg. J.-P. Gosse (IMA 1962: Sta. 22).
 IRSNB (Types) 589 — sex indet., 19.9 mm. Brasil (Roraima), Boa Vista, R. Mucajai left bank, Igarapé Bucabal (2°49'N 60°40'W). 1962.11.29. Leg. J.-P. Gosse (IMA 1962: Sta. 23).

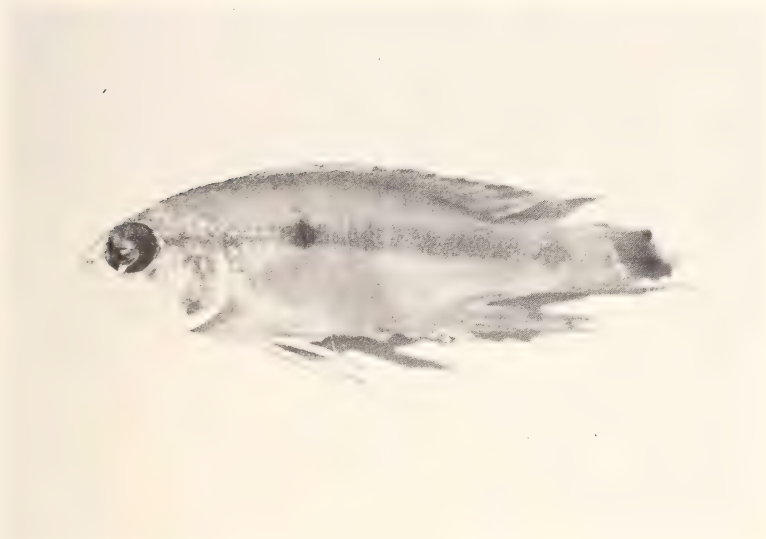


Fig. 19. Holotype of *Apistogramma roraimae*.

Description

The condition leaves something to be desired. All specimens have had their belly cut and the viscera removed, and the colouration is rather faded. The holotype is apparently a breeding female judging from the swollen genital papilla and the more contrasting colouration, especially the black ventral fins. The larger male has had its branchial apparatus demolished, and was thus less suitable as reference specimen.

Body moderately elongate. Head moderately deep. Predorsal contour very little arched or straight from dorsal fin origin or occiput, an inconspicuous notch between orbits. Preventral head contour about as steep, arched. Snout rather short, rounded, profiles about equal. Orbit tangential. Tip of maxilla exposed, to about anterior margin of orbit. Preoperculum entire.

Predorsal scales cycloid, laterally posteriorwards to between preoperculum and dorsal fin origin, beyond latter 4 scales close to dorsal fin base. Dorsal opercular and posterior cheek scales ctenoid. Squ. prd. 9–10; squ. prv. 8 (possible to

count in holotype only). Upper lateral line with 1–3 terminal pores except on one side in one specimen; 1–2 subserial pores on one side in two specimens; 0–5 pores in lower line; no caudal fin pores or canals. $1/5 - 1/4$ of caudal fin scaled; squ. caud. 3–4; all ctenoid or outer cycloid.

Dorsal spines subequal in length from 4th or 5th, the last longest. Lappets moderately long, pointed. Soft part pointed, without prolongation, to little behind caudal fin base. Soft anal fin similar. D. XV.6.i(2), XV.7(3). D_{tot} 22(5). A. III.6(4), III.7(1). A_{tot} 9(4), 10(1). Pectoral fin to vent. Ventral fin pointed, first ray not produced, to anal fin origin at most. Caudal fin rounded.

Table 21. Morphometry and meristics of *Apistogramma roraimae*. For explanation, see Tab. 5.

	n	Range	$\bar{x}$	$s(\bar{x})$	s^2
Measurements					
Head length	5	31.7–36.3	34.2	0.90	4.05
Head depth	5	26.3–27.7	27.2	0.24	0.27
Head width	5	16.1–17.2	16.4	0.21	0.22
Body depth	5	32.2–37.6	34.8	0.95	4.54
Orbit diameter	5	12.6–13.4	13.0	0.15	0.12
Snout length	5	5.9– 6.8	6.2	0.18	0.17
Cheek depth	5	5.5– 7.3	6.1	0.31	0.47
Interorbital width	5	7.5– 8.1	7.8	0.10	0.05
Preorbital depth	5	2.0– 2.2	2.1	0.04	0.01
Dorsal base	5	55.2–59.5	57.3	0.85	3.62
Anal base	5	18.3–21.4	19.5	0.52	1.37
CP depth	5	15.1–16.2	15.7	0.22	0.23
CP length	5	12.0–12.9	12.6	0.15	0.11
Last D spine	3	12.7–15.1	13.6	0.74	1.65
Last A spine	5	12.7–15.6	14.6	0.55	1.50
CP/CP	5	73.7–83.9	80.1	1.73	14.91
Counts					
Squ. long.	5	22–23	22.8	0.20	0.20
Ll ₁ (c)	5	12–14	12.4	0.40	0.80
Ll ₁ (cp)	5	13–15	14.0	0.45	1.00
Ll ₂ (c)	4	1– 4	3.3	0.75	2.25
Ll ₂ (cp)	4	6– 8	6.5	0.50	1.00
Cheek scales	5	2– 3	2.8	0.20	0.20
Squ. op.	4	8– 9	8.3	0.25	0.25
Squ. sop.	3	3– 4	3.3	0.33	0.33
Squ. iop.	5	3	3.0		
D spines	5	15	15.0		
D_{tot}	5	22	22.0		
A_{tot}	5	9–10	9.2	0.20	0.20
P	5	11–12	11.2	0.20	0.20
Rakers	4	1– 2	1.8	0.25	0.25
Serrations	5	0	0.0		

Dentition biserial in both jaws, outer series of about 40 teeth, inner little more than symphyseal.

Colouration: Apparently faded, whitish yellow, markings brown. No bars, but not confluent spots very close to and little into dorsal fin base. Lateral band from moderate postorbital stripe, broadening to lateral spot, behind it about 1 scale deep; lower edge sharp; to caudal fin base, above and on lower lateral line. Lateral spot round, not outside band, very intensely pigmented.

Suborbital stripe straight, moderately wide; superorbital stripe faint. No pectoral spot, abdominal stripes, midventral stripe or caudal spot.

Fins clear or almost clear. Dorsal fin not dark anteriorly. In the holotype very weak cross stripes on middle of caudal fin, and anterior ventral fin membranes black. Indistinctly a continuation of lateral band on basal caudal fin.

Size

The largest specimen recorded is a male 23.4/32.6 mm (IRSNB 588), the largest female 20.5/27.8 mm (holotype).

Geographical distribution

Known only from a restricted area in the Roraima territory near Boa Vista.

Ecology

The type-series was collected in late November in igarapés and a small temporary pool. The holotype, a 20.5 mm female, is probably in breeding condition (strong pigmentation, swollen genital papilla).

Remarks

The relationships are obscure. It is a rather deep species, but it lacks bars and dorsal fin spot. It is also the first and still only species to be reported from the R. Branco system. Eigenmann (1912) found *A. steindachneri* in the R. Ireng, a source river of the R. Branco, but that species is essentially Guianan, and so far not found further downstream in the R. Branco. It is true, however, that the R. Branco is one of the least collected rivers in South America, and it is hardly possible to discuss seriously its fish fauna at the moment. *A. steindachneri* differs considerably from *A. roraimae* in fin shape and colouration.

The sexed individuals appear sexually mature, and this species may be the smallest in the genus, and as such the smallest cichlid species, although maturity is no criterion of maximum size.

Supplementary descriptions

Apistogramma taeniata

Mesops taeniatus Günther, 1862. Catal. Fish Brit. Mus. 4: 312.

Holotype. BMNH 1853.3.19: 71 — ♂, 42.1 mm. "Rio Cupai. Bates". [Brasil (Pará), R. Cupari. 1852. Leg. H. W. Bates.]

The holotype and only known specimen is a very old and poorly preserved fish which has lost its colours and most of its scales. The fins are also so damaged that their shape cannot be determined. The following brief description may be given, with additional data from Günther (1862) in parenthesis: Head length 33.5 %, head depth 27.8 %, head width 15.2 %, body depth 34.9 %, orbit diameter 11.9 %, snout length 5.5 %, cheek depth 9.0 %, interorbital width 9.3 %, preorbital depth 3.5 %, CP depth 15.7 %, CP length 15.4 %, dorsal base 63.2 %, anal base 21.0 %, D spine 24.7 %, A spine 18.3 % of SL. Cheek scale series 3, squ. long. (est.) 23, D.XV.6, A. III.6, P. 12, rakers 3, serrations 0.

Head rounded; predorsal contour straight descending to above middle of orbit, steep on snout; preventral head contour gently arched, less steep. Snout blunt; mouth subinferior; maxilla angle less than 45°; tip of maxilla exposed, to middle of orbit. No produced dorsal fin lappets; dorsal spines increasing in length to last. (Caudal fin rounded.) (Brownish, a black band along the middle of the side to caudal spot; suborbital and preorbital stripes present.)

In Regan's (1906a) description is also indicated a postorbital stripe and stated that the first 3 dorsal spines are blackish, and the vertical fins more or less distinctly spotted. A faint, vertically extended caudal spot, a narrow preorbital stripe, a broad suborbital stripe to inner edge of preoperculum angle, 2 terminal spot-stripes in the dorsal and anal fins, and a dark ventral fin spine remain of the colouration now.

The dentition is triserial; the outer series of upper jaw of about 52 teeth, the innermost short, the middle symphyseal; the outer series of lower jaw of about 42 teeth, the innermost as long, the middle teeth almost symphyseal, irregular, rather forming two middle series.

The very long last dorsal spine, rather deep cheek, wide interorbital, and snout and mouth shape obviously place this species apart from all other members of the genus of which it is the type-species. It is very desirable to collect again at the type-locality to find fresh specimens that may allow a redescription of the species.

"Apistogramma" amoena

Geophagus amoenus Cope, 1872. Proc. Acad. nat. Sci. Philadelphia 23:250.

Holotype. Lost (W.G. Saul, in litt. 1977). Loc. River Ambyiacu [= R. Ampí-yacú, Departamento Loreto, Perú].

The brief, incomplete, partly seemingly impossible description given by Cope of what apparently was only one specimen, embodies our total knowledge of this species. Although stated by Cope to be allied to *A. taeniata*, and assigned to *Apistogramma* (or equivalent taxon) by later authors, it cannot even be taken for granted that it is a species of this genus. Cope was not particularly reliable in his assignments of his specimens to genera (e.g. *Geophagus badiipinnis* Cope, 1872 = *Chaetobranchius flavescens*; *Uarus centrarchoides* Cope, 1872 = *Cichlasoma severum*; *Acara compressus* Cope, 1872 = *Astronotus ocellatus*).



Fig. 20. An attempt to draw a figure of the holotype of *Geophagus amoenus*, on basis of Cope's (1872) data. Approximately natural size.

If it is an *Apistogramma* species, it appears most likely to be an elongate species, but no such is known with 25 scales in a longitudinal series (may include caudal fin scales [Steindachner, 1875]), a preorbital depth 50 % of the orbit diameter, immaculate fins except a black spot at tip of caudal fin, and is not to be expected to exist. With some imagination the description could be taken for one of an *A. caca-tuoides* male with the caudal fin ocellus representing the caudal fin tip spot. But *A. caca-tuoides* males have a fin shape that surely would not have passed Cope unnoticed. Very probably his specimen had no dorsal fin lappets or caudal rays produced, but was also very probably a male (dorsal and anal fins with prolonged rays to beyond caudal fin, ventral fin beyond base of anal fin). Fig. 20 is an attempt to reconstruct Cope's fish on basis of his description, but not, for convenience, exactly true to it. It is asserted in the reconstruction that the specimen represents an *Apistogramma* species, otherwise the result would have looked quite different.

In Cope's description there is much that reminds of an *Apistogramma* species, but of no particular, and not definitely, and no other genus in particular is indicated. Alone new collections from the R. Ampí-yacú will possibly show what genus and species Cope intended. Until such an effort has been made, the name *G. amoenus* should not be given up.

Apistogramma parva

Apistogramma parva Ahl, 1931. Sber. Ges. natf. Freunde Berlin, 1931:210.

Holotype. ZMB 23410 — sex indet., 15.8 mm. "Rio Capim." [Brasil (Pará), R. Capim. Late 1928?. Leg. H. Böker.]

The status of this taxon must remain uncertain till more collecting has been made in the R. Capim. The holotype and only known specimen is a juvenile fish, probably representing an elongate species.

There are no traces of bars, but that may be due to fading. A faint lateral band to caudal fin base, still fainter continued on caudal fin, a roundish lateral spot, and head stripes make up the colour pattern. Ahl, while the specimen was fresher, observed also about 8 to 9 very obscure dark transverse bars, and a spot, less apparent than the lateral spot, behind the gill-cover. There are no cheek scales; squ. long. 24; Ll counts 8/1 (right side), and 10/1 (left side); D. XVI.4.ii; A. III.4.ii; P. 12; 1 raker.

Apistogramma sweglesi

Apistogramma sweglesi Meinken, 1961. Aquar. Terr. Z. 14: 136.

Holotype. Lost? — ♂, 50 mm Körperlänge. "bei Letitia in Peru" [Leticia, Comisaria Amazonas, Colombia. 1960?.] Leg. K. Swegles. Ded. E. Schmidt-Focke. (Data from Meinken, 1961a).

According to Meinken (1961a), the type-material (including also 2 paratypes) would be sent to the Zoologisches Staatsinstitut in Hamburg (= ZIMH) after the appearance of the description. But they are not there (H. Wilkens, in litt. 1977), and obviously they remained in Meinken's personal collection at least till January 1966 (H. Meinken, in litt. to W. Ladiges, 1966), when the trace is lost. According to Meinken all his *Apistogramma* were eventually sent to the SMF (in litt. 1976), but the specimens described by Meinken in 1961 (also his *A. borellii* in 1961b), are apparently not there either.

I am optimistic about finding the type-specimens again, and believe that a discussion of the species must wait till they have been restudied. Meinken's description is not of much use. It suggests that his species is based on over-size import specimens of *A. bitaeniata*, the head of the holotype deformed, but is not sufficient for a definite decision.

Apistogramma ambloplitoides

Apistogramma ambloplitoides Fowler, 1940. Proc. Acad. nat. Sci. Philadelphia 91: 281.

Holotype. ANSP 68681 — ♂?, 77.4 mm. Ucayali River basin, Contamana, Peru, 1937.07—08. Leg. W. C. Morrow.

Fowler's data are on the whole confirmed by the reexamination of the holotype. However, it is apparent from the description and the figure that this is no *Apistogramma* species, and the reexamination shows clearly that it is a small specimen of *Acaronia nassa* (Heckel, 1840).

5. SUMMARY

This study deals with the taxonomic history, nomenclature, generic characteristics, geographical distribution, and relationships of the South American cichlid genus *Apistogramma* Regan, 1913. 18 species are described, 12 of which are new, and notes are given on four additional species.

The genus contains more than 40 species, 36 of which are formally recognized as valid with this paper. The distribution includes the Amazonas, Paraguay, and Orinoco basins, the Guianas, and the East Brazilian rivers Caeté, Apeu, Capim, and Parnaíba. All species are small, the largest specimen known a 63 mm standard length male of *A. steindachneri*. Diagnostic characters are (in combination): presence of gill-rakers on the sides of the lower pharyngeal tooth-plate; a compressed lobe on the first epibranchial, with rakers on its edge; 3, rarely 4 or 6, anal spines; 14—18 dorsal spines. Morphological characteristics of the genus, in particular the epibranchial lobe, gill-arches and colour pattern, are described at length. The genus is related to *Apistogrammoides*, and belongs to the group of genera called the geophagines. The gender of the name is feminine. *Pintoichthys* is considered to be a junior subjective synonym.

A. agassizii, *A. bitaeniata*, *A. geisleri*, *A. gibbiceps*, *A. cacatuoides*, and *A. pertensis* are re-described. *A. kleei* and *A. klausewitzi* are junior subjective synonyms of *A. bitaeniata*. The type-locality of *A. bitaeniata* is emended to "environments of Leticia", that of *A. cacatuoides* to "R. Amazonas basin between 69° and 71°W". A lectotype is designated for *A. agassizii* and for *A. bitaeniata*. Five species are described as new from the R. Uaupés: *A. uaupesi*, *A. meinkeni*, *A. personata*, *A. elizabethae*, and *A. brevis*. Other new species are from the R. Branco (*A. roraimae*), the R. Moá (*A. moae*), the R. Madeira (*A. pulchra*), the R. Caeté and Apeu (*A. caetei*), the R. Parnaíba (*A. piauiensis*), or the R. Amazonas (*A. regani*, *A. gephyra*). Notes are given on *A. taeniata*, *A. amoena* (holotype lost), *A. parva*, and *A. sweglesi* (type-series lost), the status of which are uncertain. Most species can be assigned to one of 7 species groups that are defined.

6. ZUSAMMENFASSUNG

Die Studie enthält die taxonomische Geschichte, Nomenklatur, Gattungsmerkmale, geographische Verbreitung und die verwandtschaftlichen Beziehungen der Gattung *Apistogramma* Regan, 1913. Die Gattung umfaßt mehr als 40 Arten. 38 davon sind in der vorgelegten Arbeit erfaßt. Davon wurden 24 Arten früher genannt, 12 Arten sind neu, und zwei Arten sind noch nicht beschrieben worden.

Die Gattung zeichnet sich durch folgende Merkmalkombination aus: An den Seiten der unteren Schlundknochen sind Kiemenrechen vorhanden. Ein komprimierter Anhang sitzt am oberen Teil des ersten Kiemenbogens. Die Afterflosse besitzt 3, selten 4 oder 6 Stacheln. 14 bis 18 Stacheln trägt die Rückenflosse. 9 Arten haben gezähnte Präopercularknochen wie *Papiliochromis* Kullander. Die Kieferzähne sind in 2 bis 4 Reihen angeordnet, von denen die äußere meistens 60 Zähne trägt. Der Epibranchialanhang ist aus einem Fortsatz des ersten Epibranchiale gebildet. Er ist nicht mit dem sogenannten "hanging pad" einiger afrikanischer Cichliden identisch, dessen Knochenkern ein Fortsatz des zweiten Epibranchiale ist. Weiter-

hin ist die Gattung mit einem Supraneurale und 22 bis 24 Rückenwirbeln ausgestattet. Dunkle Elemente im Farbmuster sind die folgenden: 7 senkrechte Binden, eine horizontale Seitenbinde, ein Fleck auf der Kreuzung von 3. senkrechter Binde und horizontaler Seitenbinde, ein schwarzer Fleck über der Basis der mittleren Schwanzflossenstrahlen, Binden vom Auge bis in den Nacken, zum Maul, zur Seitenbinde und zum Interoperculum, Abdominalstreifen unter und parallel zur Seitenbinde, ein Streifen vom After nach vorne, ein Fleck auf der Innenseite des Bauchflossenstiels, ein Fleck auf der rostralen Rückenflossenmembran.

Alle Arten sind kleinwüchsig. Das größte Exemplar einer *Apistogramma*-Art war ein Männchen von *A. steindachneri* (Regan) von 63 mm Standardlänge. Die Gattung ist in Orinoco-, Amazonas- und Paraguay-Becken, den Guyana-Ländern und den ostbrasilianischen Flüssen Caeté, Apeu, Capim und Parnaíba verbreitet. Mehrere Arten haben eine sehr begrenzte Verbreitung, einige finden sich entlang großer Strecken des Amazonas, nur eine einzige Art fand sich in zwei Becken.

Es werden 12 neue Arten beschrieben: *A. uaupesi*, *A. meinkeni*, *A. personata*, *A. elizabethae*, *A. brevis* (alle aus dem R. Uaupés), *A. roraimae* (R. Branco), *A. moae* (R. Moá), *A. pulchra* (R. Madeira), *A. caetei* (R. Caeté und R. Apeu), *A. piauiensis* (R. Parnaíba), *A. regani* (R. Negro und R. Amazonas) und *A. gephyra* (R. Negro und R. Amazonas). Es werden auch Beschreibungen von sechs früher genannten Arten gegeben: *A. agassizii* (Steindachner), *A. bitaeniata* Pellegrin, *A. geisleri* Meinken, *A. gibbiceps* Meinken, *A. cacatuoides* Hoedeman und *A. pertensis* (Haseman). Von vier weiteren Arten werden Angaben gemacht: *A. taeniata* (Günther), *A. amoena* (Cope) (Holotypus verloren), *A. parva* Ahl und *A. sweglesi* Meinken (das Typenmaterial nicht auffindbar). *A. klausewitzii* Meinken und *A. kleei* Meinken sind als Synonyme von *A. bitaeniata*, *A. ambloplitoides* Fowler als Synonym von *Acaronia nassa* (Heckel) anzusehen.

Apistogramma ist am nächsten verwandt mit *Apistogrammoides* Meinken. Beide gehören zusammen mit *Geophagus* Heckel, *Biotodoma* Eigenmann & Bray, *Acarichthys* Eigenmann und anderen in die Gattungsgruppe der Geophaginen.

Acara geayi Pellegrin wird als eine *Acarichthys*-Art angesprochen, ist also keine *Aequidens*-Art, sondern gehört zu den Geophaginen.

7. BIBLIOGRAPHY

Works containing information on *Apistogramma* are marked with an asterisk (*).

- Agassiz, J. L. R. (1865): Lettre de M. Agassiz relative a la faune ichthyologique de l'Amazone, datée d'Ega, du 22 septembre 1865. Ann. Sci. nat. (Paris), Zool. Biol. anim., Sér. 5, 4: 382—383.
- & E. Agassiz (1969): A journey in Brazil. Reprint. Praeger, New York, Washington, London, ix+xix+ 540 pp. (Original edition 1868, Ticknor & Fields, Boston.)
- *Ahl, E. (1931): Neue Süßwasserfische aus dem Stromgebiet des Amazonasstromes. Sber. Ges. natf. Freunde Berlin 1931: 206—212.
- *— (1936a): Ueber eine kleine Sammlung von Süßwasserfischen aus dem Gebiet des Amazonas. Mitt. zool. Mus. Berlin 21: 264—269.
- *— (1936b): Beschreibung dreier neuer Fische der Familie Cichlidae aus Südamerika. Sber. Ges. natf. Freunde Berlin 1936: 138—142.
- *— (1938): Über einen neuen südamerikanischen Fisch der Familie Cichlidae. Zool. Anz. 123: 246—247.
- *— (1939): Über zwei neue Fische der Familie Cichlidae aus dem Zoologischen Museum Berlin. Zool. Anz. 127: 80—82.
- *Anonymous (1948): The Ramirez Dwarf Cichlid identified. Aquarium, Philadelphia 17: 77.
- *Arnold, J. P. (1939): *Apistogramma steindachneri* Regan? Wschr. Aquar.- Terrk. (Stuttgart) 36: 386—389.
- *— & E. Ahl (1936): Fremdländische Süßwasserfische. Wenzel, Braunschweig, 592 pp.
- Axelrod, H. R. (1976): The heavenly paradox. Trop. Fish Hobbyist 24 (5): 4—6, 8—10, 12, 14, 88—91.
- *Barlow, G. W. (1974): Contrasts in social behavior between Central American cichlid fishes and coral-reef surgeon fishes. Amer. Zool. 14: 9—34.
- Bates, H. W. (1892): The naturalist on the River Amazons. A record of adventures, habits of animals, sketches of Brazilian and indian life, and aspects of nature under the equator, during eleven years of travel. Reprint. Murray, London, xvi+395 pp. (Original edition 1862, Murray, London.)
- *Bertoni, A. de Winkelried (1914): Fauna Paraguaya. Catálogos sistemáticos de los vertebrados del Paraguay. Peces, batracios, reptiles, aves y mamíferos conocidos hasta 1913. Asunción, 86 pp. (Not seen, from Fowler, 1954.)
- *Blanc, M. (1962): Catalogue des types de poissons de la famille des Cichlidae en collection au Muséum national d'Histoire naturelle. Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris, 2^e Sér., 34: 202—227.
- *Boeseman, M. (1952): A preliminary list of Surinam fishes not included in Eigenmann's enumeration of 1912. Zool. Meded. Rijksmus. nat. Hist. Leiden 31: 179—200.
- (1954): On a small collection of Surinam fishes. Zool. Meded. Rijksmus. nat. Hist. Leiden 33: 17—24.
- *— (1956): On recent accessions of Surinam fishes. Zool. Meded. Rijksmus. nat. Hist. Leiden 34: 183—199.
- (1960): The freshwater fishes of the Island of Trinidad. Stud. Fauna Curacao Caribb. Islands 10: 72—153.
- *Boulenger, G. A. (1895a): Viaggio del dottor Alfredo Borelli nella Repubblica Argentina e nel Paraguay. XII. Poissons. Boll. Mus. Zool. Anat. comp. R. Univ. Torino 10 (196): 1—3.
- (1895b): Catalogue of the perciform fishes in the British Museum. Second edition. British Museum, London, xix+391 pp.
- *— (1900): Viaggio del Dr. A. Borelli nel Matto Grosso e nel Paraguay. III. Liste des poissons recueillis à Urucum et à Carandasinho, près de Corumbá. Boll. Mus. Zool. Anat. comp. R. Univ. Torino 15 (370): 1—4.
- *Breder, C. M. Jr., & D. E. Rosen (1966): Modes of reproduction in fishes. American Museum of Natural History, New York, 941 pp.
- *Burchard, J. E. Jr. (1965): Family structure in the Dwarf Cichlid *Apistogramma trifasciatum* Eigenmann & Kennedy. Z. Tierpsychol. 22: 150—162.

- Bussing, W. A., & M. Martin (1975): Systematic status, variation and distribution of four middle american cichlid fishes belonging to the *Amphilophus* species group, genus *Cichlasoma*. Contrib. Sci., Nat. Hist. Mus. Los Angeles County (269): 1–41.
- *Butz, E., & P. Kuenzer (1957): Zur Brutpflege einiger Zwergcichliden. Z. Tierpsychol. 14: 204–209.
- *di Caporiacco, L. (1935): Spedizione Nello Beccari nella Guiana Britannica. Pesci. Monit. zool. ital. 46: 55–70.
- *Cichocki, F. P. (1977a): Tidal cycling and parental behavior of the cichlid fish, *Bioto-doma cupido*. Env. Biol. Fish. 1: 159–169.
- (1977b): Cladistic history of cichlid fishes and reproductive strategies of the American genera *Acarichthys*, *Bioto-doma* and *Geophagus*. Diss. Abstr. intl. 37 (1): 2 pp.
- *Cope, E. D. (1870): Contribution to the ichthyology of the Marañon. Proc. Amer. philos. Soc. 11: 559–570.
- *— (1872): On the fishes of the Ambyiacu river. Proc. Acad. nat. Sci. Philadelphia 1871: 250–294.
- *— (1878): Synopsis of the fishes of the Peruvian Amazon, obtained by Professor Orton during his expeditions of 1873 and 1877. Proc. Amer. philos. Soc. 17: 673–701.
- Ecles, D. H. (1973): Two new species of cichlid fishes from Lake Malawi (formerly known as Lake Nyasa). Arnoldia (Rhodesia) 6 (16): 1–7.
- *Eigenmann, C. H. (1909): The fresh-water fishes of Patagonia and an examination of the Archiplata-Archhelenis theory. Repts. Princeton Univ. Exp. Patagonia 1896–1899, Zool. 3: 225–374.
- *— (1910): Catalogue of the fresh-water fishes of tropical and south temperate America. Repts. Princeton Univ. Exp. Patagonia 1896–1899, Zool. 3: 375–511.
- (1911): The localities at which Mr. John D. Haseman made collections. Ann. Carnegie Mus. 7: 299–314.
- *— (1912): The freshwater fishes of British Guiana, including a study of the ecological groupings of species, and the relation of the fauna of the plateau to that of the lowlands. Mem. Carnegie Mus. 5: 1–578.
- *— (1922a): Peces Colombianos de las Cordilleras y de los Llanos al Oriente de Bogotá. Bol. Soc. colomb. Cienc. nat. 9 (67): 191–199.
- *— (1922b): The fishes of Western South America, Part I. Mem. Carnegie Mus. 9: 1–346.
- *— & W. R. Allen (1942): Fishes of Western South America. University of Kentucky, Lexington, xv + 494 pp.
- *— & W. L. Bray (1894): A revision of the American Cichlidae. Ann. New York Acad. Sci. 7: 607–624.
- *— & R. S. Eigenmann (1891): A catalogue of the fresh-water fishes of South America. Proc. U. S. natl. Mus. 15: 1–81.
- *— & C. H. Kennedy (1903): On a collection of fishes from Paraguay, with a synopsis of the American genera of cichlids. Proc. Acad. nat. Sci. Philadelphia 5: 497–537.
- *—, W. L. McAtee & D. P. Ward (1907): On further collections of fishes from Paraguay. Ann. Carnegie Mus. 4: 110–157.
- Fernández-Yépez, A. (1969): Contribución al conocimiento de los cichlidos. Even-cias (Maracay) (22): 16 pp, unpag.
- Fowler, H. W. (1913): Fishes from the Madeira River, Brazil. Proc. Acad. nat. Sci. Philadelphia 65: 517–579.
- *— (1914): Fishes from the Rupununi River, British Guiana. Proc. Acad. nat. Sci. Philadelphia 66: 229–284.
- *— (1932): Zoological results of the Matto Grosso Expedition to Brazil in 1931 — I. Fresh water fishes. Proc. Acad. nat. Sci. Philadelphia 84: 343–377.
- *— (1940a): A collection of fishes obtained by Mr. William C. Morrow in the Ucayali River Basin, Peru. Proc. Acad. nat. Sci. Philadelphia 91: 219–289.
- *— (1940b): Zoological results of the Second Bolivian Expedition for the Academy of Natural Sciences of Philadelphia, 1936–1937. Part I — The fishes. Proc. Acad. nat. Sci. Philadelphia 92: 43–103.
- *— (1942): Lista de peces de Colombia. Rev. Acad. colomb. Cienc. exact. fis. nat. (Bogotá) 5: 128–138.
- *— (1943): A collection of fresh-water fishes from Colombia, obtained chiefly by Brother Nicéforo Maria. Proc. Acad. nat. Sci. Philadelphia 95: 223–266.

- * — (1944a): Los peces del Perú. Catálogo sistemático de los peces que habitan en aguas peruanas. Bol. Mus. Hist. nat. "Javier Prado" (Lima) 8: 260—290.
- (1944b): Fresh-water fishes from northwestern Colombia. Proc. Acad. nat. Sci. Philadelphia 96: 227—248.
- * — (1954): Os peixes de água doce do Brasil. Volume II. Arq. Zool. Est. São Paulo 9: 1—400.
- F r y e r , G. (1956): New species of cichlid fishes from Lake Nyasa. Rev. Zool. Bot. afr. 53: 81—91.
- G e i s l e r , R. (1967): Zur Limnochemie des Igarapé Prêto (Oberes Amazonasgebiet). Amazoniana 1: 117—123.
- G é r y , J. (1965a): Poissons characoïdes sud-américains du Senckenberg Muséum II. Characidae et Crenuchidae de l'Igarapé Prêto (Haute Amazonie). Senckenberg. biol. 46: 11—38.
- (1965b): Poissons characoïdes sud-américains du Senckenberg Muséum II. Characidae et Crenuchidae de l'Igarapé Prêto (Haute Amazonie). Senckenberg. biol. 46: 195—216.
- * — (1969): The fresh-water fishes of South America. Monographiae biologicae 19: 828—848.
- * G o l d s t e i n , R. J. (1970): Cichlid notes. Trop. Fish Hobbyist 18 (12): 78—81.
- * — (1973): Cichlids of the world. TFH Publications, Neptune City, 382 pp.
- G o s s e , J.-P. (1971): Révision du genre *Retroculus* (Castelnau, 1855), désignation d'un néotype de *Retroculus lapidifer* (Castelnau, 1855) et description de deux espèces nouvelles. Bull. Inst. r. Sci. nat. Belgique 47 (43): 1—13.
- * — (1976): Révision du genre *Geophagus*. Mém. Acad. r. Sci. Outre-Mer Cl. Sci. nat. méd. N. S. 19 (3): 1—172.
- * G ü n t h e r , A. C. L. G. (1862): Catalogue of the fishes in the British Museum, vol. IV. British Museum, London, 534 pp.
- H a s e m a n , J. D. (1911a): A brief report upon the expedition of the Carnegie Museum to Central South America. Ann. Carnegie Mus. 7: 287—299.
- (1911b): Descriptions of some new species of fishes and miscellaneous notes on others obtained during the expedition of the Carnegie Museum to Central South America. Ann. Carnegie Mus. 7: 315—328.
- * — (1911c): An annotated catalog of the cichlid fishes collected by the expedition of the Carnegie Museum to Central South America, 1907—10. Ann. Carnegie Mus. 7: 329—373.
- * — (1912): Some factors of geographical distribution in South America. Ann. New York Acad. Sci. 22: 9—112.
- H e c k e l , J. (1840): Neue Flussfische Brasilien's nach den Beobachtungen und Mittheilungen des Entdeckers beschrieben. Erste Abteilung, die Labroiden. Ann. Wien. Mus. Naturges. 2: 327—470.
- * H e n n , A. W. (1928): List of types of fishes in the collection of the Carnegie Museum on September 1, 1928. Ann. Carnegie Mus. 19: 49—99.
- * H o e d e m a n , J. J. (1951): Notes on the fishes of the cichlid family I. *Apistogramma catuoides* sp. n. Beaufortia (4): 1—4.
- (1952): Importen uit Suriname. Aquarium Harleem 22: 197—199.
- * H o l l y , M., H. M e i n k e n & A. R a c h o w (1927—): Die Aquarienfische in Wort und Bild. Kernen, Stuttgart, issued in parts, loose-leaf system.
- H u b b s , C. L., & K. F. L a g l e r (1949): Fishes of the Great Lakes Region. Bull. Cranbrook Inst. Sci. (26): v—xi, 1—186 (2nd printing).
- * v o n I h e r i n g , R. T. G. W. (1907): Os peixes da água doce do Brasil. Rev. Mus. paul. 7: 258—336.
- * I n n e s , W. T. (1966): Exotic aquarium fishes. Reprint. TFH Publ., Jersey City, 463 pp. (Original edition 1935, Innes Publ. Co., Philadelphia.)
- * J o r d a n , D. S. (1919) in J o r d a n , D. S. (1963): The genera of fishes and A classification of fishes. Reprinted with a new Foreword by George S. Myers,... and the comprehensive index by Hugh M. Smith and Leonard P. Schultz... Stanford University Press, Stanford, 800 pp.
- * K l e e , A. J. (1965): Water analyses from the Peruvian Amazon. Part IX. Aquar. J. (San Francisco) 36: 420, 422—426, 432—433, 435.
- * — (1971): A note on the name of *Apistogramma ramirezi*. Aquarium, N. J. 4 (5): 47—48.
- * K n ö p p e l , H.-A. (1970): Food of Central Amazonian fishes. Contribution to the nutritient-ecology of Amazonian rain-forest streams. Amazoniana 2: 257—352.

- *Kuenzer, P. (1962a): Wie erkennen Cichliden-Junge ihre Eltern? I. Versuche an *Apistogramma reitzigi*. Aquar.-Terr.-Z. 15: 332—334.
- *— (1962b): Wie erkennen Cichliden-Junge ihre Eltern? II. Versuche an *Apistogramma borelli*. Aquar.-Terr.-Z. 15: 362—365.
- *Kullander, S. O. (1974): Two new species of *Apistogramma* Regan obtained in aquarium fish trade. Buntbarsche Bull. (Amer. Cichlid Assn.) (43): 3—7.
- *— (1976): *Apistogramma luelingi* sp. nov., a new cichlid fish from Bolivia. Bonn. zool. Beitr. 27: 258—266.
- *— (1977): *Papiliochromis* gen. n., a new genus of South American cichlid fish. Zool. Scr. 6: 253—254.
- *— (in prep. a): *Apistogramma* species from the Orinoco drainage basin, South America, with descriptions of four new species.
- *— (in prep. b): A redescription of *Crenicara filamentosa* Ladiges, 1958.
- *— (in prep. c): A redescription of the South American cichlid fish *Papiliochromis ramirezi* (Myers & Harry, 1948).
- *Langhammer, J. K. (1975): Some notes on the taxonomy of *Apistogramma*. Buntbarsche Bull. (Amer. Cichlid Assn.) (46): 13.
- *Lowe-McConnell, R. H. (1969): The cichlid fishes of Guyana, South America, with notes on their ecology and breeding behaviour. Zool. J. Linn. Soc. London 48: 255—302.
- *— (1975): Fish communities in tropical freshwaters. Longman, London & New York, xvii + 337 pp.
- *Luenzo, J. A. (1970): Notas sobre los ciclidos de Venezuela. Lagena (Cumana) (25—26): 27—36.
- *— (1971): La familia Cichlidae en el Uruguay. Mem. Soc. Cienc. nat. La Salle 31: 279—298.
- *Lüling, K. H. (1969a): Am Fundort des *Apistogramma ramirezi* in Bolivien. Aquarium, Wuppertal (16): 114—117.
- *— (1969b): Auf Fischfang in den Urwäldern am Rio Chapare und Rio Chipuriri in Ostbolivien. Aqua-Terra 6 (5): 56—60, (6): 65—72, (7): 73—81.
- *— (1973a): Die Laguna de Vegueta an der Küste Mittelperus und ihre Fische, insbesondere *Aequidens rivulatus* (Guenther, 1859). Zool. Beitr. N. F. 19: 93—108.
- *— (1973b): Südamerikanische Fische und ihr Lebensraum. Pfriem, Wuppertal, 84 pp.
- *Mago Leccia, F. (1970): Estudios preliminares sobre la ecología de los peces de los llanos de Venezuela. Acta biol. venez. 7: 71—102.
- *— (1971): Lista de los peces de Venezuela, incluyendo un estudio preliminar sobre la ictiogeografía del país. Ministerio de Agricultura y Cria, Oficina Nacional de Pesca, Caracas, 283 pp.
- Marlier, G. (1965): Étude sur les lacs de l'Amazonie Centrale. Cadernos da Amazônia (5): 1—51.
- *— (1967): Ecological studies on some lakes of the Amazon valley. Amazoniana 1: 91—115.
- *— (1968): Étude sur les lacs de l'Amazonie Centrale. Cadernos da Amazônia 2: 21—57. (Not seen.)
- Matthes, H., & E. Trewavas (1960): *Petrochromis famula* n. sp., a cichlid fish of Lake Tanganyika. Rev. Zool. Bot. afr. 61: 349—357.
- *Meinken, H. (1960a): Eine neue *Apistogramma*-Art. Int. Rev. ges. Hydrobiol. 45: 655—661.
- *— (1960b): *Apistogramma trifasciatum harald schultzi* subspec. nov. Monatschr. Ornithol. Vivark. Abt. B. Aquar. Terr. 7: 291—294.
- *— (1961a): Drei neu eingeführte *Apistogramma*-Arten aus Peru, eine davon wissenschaftlich neu. Aquar.-Terr.-Z. 14: 135—139.
- *— (1961b): *Apistogramma borellii* (Regan). Aquar.-Terr.-Z. 14: 166—169.
- *— (1962): Eine neue *Apistogramma*-Art aus dem mittleren Amazonas-Gebiet, zugleich mit dem Versuch einer Übersicht über die Gattung. Senckenberg. biol. 43: 137—143.
- *— (1964): *Apistogramma kleei* spec. nov., der Querbinden-Zwergbarsch. Aquar.-Terr.-Z. 17: 293—297.
- *— (1965a): Über eine neue Gattung und Art der Familie Cichlidae aus Peru. Senckenberg. biol. 46: 47—53.
- *— (1965c): Eine neue *Apistogramma*-Art aus Venezuela. Senckenberg. biol. 46: 257—263.
- *— (1967): Wiederum platzte eine Import-Legende. Aquar.-Terr.-Z. 20: 294—296.

- * — (1968): Nochmals "*Apistogramma ramirezi* ist doch Venezolaner". *Aquar.-Terr.-Z.* 21: 107—109.
- * — (1969a): Richtigstellung zur Schreibweise des Vorkommens von *Apistogramma amoenus* (Cope 1872). *Monatschr. Ornithol. Vivark. Abt. B. Aquar. Terr.* 16: 63.
- * — (1969b): *Apistogramma gibbiceps* n. sp. aus Brasilien. *Senckenberg. biol.* 50: 91—96.
- * — (1969c): Zur Frage des Vorkommens von *Apistogramma ramirezi* Myers und Harry, 1948. *Monatschr. Ornithol. Vivark. Abt. B. Aquar. Terr.* 16: 165—166.
- * — (1969d): *Rivulichthys luelingi* nov. spec., eine Zahnkarpfen-Neuheit aus Ostbolivien. *Bonn. zool. Beitr.* 20: 423—428.
- * — (1970): *Apistogramma gibbiceps*, a new species from Brazil. *Buntbarsche Bull. (Amer. Cichlid Assn.)* (24): 7—10. (Not seen.)
- * — (1971): *Apistogramma geisleri* n. sp. und *Apistogramma borellii* (Regan) aus dem Amazonas-Becken. *Senckenberg. biol.* 52: 35—40.
- Menon, C. B. (1966): Pseudobranch in *Tilapia mossambica* (Peters). *Current Sciences* 35: 413—414.
- Miller, R. R. (1974): *Cichlasoma regani*, a new species of cichlid fish from the Rio Coat-zacoalcos basin, Mexico. *Proc. biol. Soc. Washington* 87: 465—472.
- (1976): Geographical distribution of Central American freshwater fishes with Addendum. In: Thorson, T. B. (ed.): *Investigations of the Ichthyofauna of Nicaraguan Lakes*. School of Life Sciences, University of Nebraska, Lincoln: 125—156.
- * de Miranda Ribeiro, A. (1915): Fauna Brasiliense. Peixes V (Eleutherobranchios Aspirophoros) Physoclisti. *Arch. Mus. nac. Rio de Janeiro* 17: pag. per family, Cichlidae 70 pp.
- * — (1918): Cichlidae. *Comm. Linhas Telegr. Estrat. Matto Grosso Amazonas Zool. Publ.* 46 (5): 1—18.
- * de Miranda Ribeiro, P. (1953): Tipos das espécies e subespécies do Prof. Alipio de Miranda Ribeiro depositados no Museu Nacional. *Arq. Mus. nac. (Rio de Janeiro)* 42: 389—417.
- Myers, G. S. (1935): Four new fresh-water fishes from Brazil, Venezuela and Paraguay. *Proc. biol. Soc. Washington* 48: 7—14.
- * — & R. R. Harry (1948): *Apistogramma ramirezi*, a cichlid fish from Venezuela. *Proc. California zool. Club* 1 (1): 1—8.
- * Ovchinnik, M. M. (1967): Freshwater fishes of Ecuador. *Latin Amer. Stud. Center Michigan State Univ. Monogr. Ser.* (1): 1—44.
- * — (1968): Annotated list of the freshwater fish of Ecuador. *Zool. Anz.* 181: 237—268.
- * — (1971): Unrecorded and new species of fishes from fresh waters of Ecuador. *Zool. Anz.* 187: 82—122.
- * Pearson, N. E. (1925): The fishes of the eastern slope of the Andes. I. The fishes of the Rio Beni basin, Bolivia, collected by the Mulford Expedition. *Indiana Univ. Studies* 11 (64): 1—83.
- * — (1937): The fishes of the Beni-Mamoré and Paraguay basins, and a discussion of the origin of the Paraguayan fauna. *Proc. California Acad. Sci., 4th ser.*, 23: 99—114.
- * Pellegrin, J. (1902a): Cichlidés du Brésil rapportés par M. Jobert. *Bull. Mus. Hist. nat. Paris* 8: 181—184.
- * — (1902b): Cichlidé nouveau de la Guyane française. *Bull. Mus. Hist. nat. Paris* 8: 417—419.
- * — (1904): Contribution à l'étude anatomique, biologique et taxinomique des poissons de la famille des Cichlidés. *Mém. Soc. zool. France* 16: 41—399.
- * — (1908): Les poissons d'eau douce de la Guyane française. *Revue coloniale Nouv. Sér. (Paris)* (67): 577—591.
- * — (1936): Un poisson d'aquarium nouveau du genre *Apistogramma*. *Bull. Soc. natl. Acclimat. Prot. Nat.* 83: 56—58.
- * Pinter, H. (1951a): Något om dvärgcichlider. *Apistogramma agassizi*. *Akvariet Stockholm* 25: 69—72.
- * — (1951b): Något om dvärgcichlider. *Apistogramma reitzigi*. *Akvariet Stockholm* 25: 105—108.
- * Pozzi, A. J. (1945): Sistemática y distribución de los peces de agua dulce de la república Argentina. *Gaea, An. Soc. argentina Estud. geogr.* 7: 239—292.
- Regan, C. T. (1905a): A revision of the fishes of the South-American cichlid genera *Acara*, *Nannacara*, *Acaropsis*, and *Astronotus*. *Ann. Mag. nat. Hist.* (7) 15: 329—347.

- (1905b): Description of *Acara subocularis*, Cope. Ann. Mag. nat. Hist. (7) 15: 557—558.
- (1905c): A revision of the fishes of the American cichlid genus *Cichlosoma* and of the allied genera. Ann. Mag. nat. Hist. (7) 16: 60—77, 225—243, 316—340, 433—445.
- * — (1906a): A revision of the South-American cichlid genera *Retroculus*, *Geophagus*, *Heterogramma*, and *Biotoecus*. Ann. Mag. nat. Hist. (7) 17: 49—66.
- * — (1906b): A revision of the fishes of the South-American cichlid genera *Cichla*, *Chaetobranchius*, and *Chaetobranchopsis*, with notes on the genera of American Cichlidae. Ann. Mag. nat. Hist. (7) 17: 230—239.
- * — (1906c): Errata in Index to vol. 17 (January-June) of Ann. Mag. nat. Hist. (7).
- * — (1908): Description of a new cichlid fish of the genus *Heterogramma* from Demerara. Ann. Mag. nat. Hist. (8) 1: 370—371.
- * — (1909): Description of a new cichlid fish of the genus *Heterogramma* from the La Plata. Ann. Mag. nat. Hist. (8) 2: 270.
- * — (1913): Fishes from the River Ucayali, Peru, collected by Mr. Mounsey. Ann. Mag. nat. Hist. (8) 6: 281—283.
- (1920): The classification of the fishes of the family Cichlidae. — I. The Tanganyika genera. Ann. Mag. nat. Hist. (9) 5: 33—53.
- R e n d a h l , H. (1937): Einige Fische aus Ecuador und Bolivia. Ark. Zool. 29A (3) No. 11: 1—11.
- R e n t z , D. C. (1973): On chresonymy. Syst. Zool. 22: 195.
- * R i n g u e l e t , R., R. A r a m b u r u & A. A r a m b u r u (1967): Los peces Argentinos de agua dulce. Comisión de Investigación Científica, Buenos Aires, 602 pp. (Not seen.)
- * S c h e e l , J. J. (1972): A letter from Col. J. J. Scheel. Advanced Aquar. Mag. (Atlanta) (35): 4—6.
- * S c h m e t t k a m p , W. (1976): Beobachtungen an *Apistogramma amoenum* (Cope 1872). DCG-Info (Deutsche Cichliden-Gesellsch.) 7: 67—71.
- * — (1977): Erste Ergebnisse aus der Haltung und Zucht von *Apistogrammoides pucallpaensis* Meinken, 1965. DCG-Informationen (Deutsche Cichliden-Gesellsch.) 8: 181—188.
- * S t a e c k , W. ([1974]): Cichliden. Verbreitung — Verhalten — Arten. Pfiem, Wuppertal, 317 pp.
- * — (1977): Cichliden — Verbreitung, Verhalten, Arten. Band II (Supplement). Pfiem, Wuppertal, 296 pp.
- * S t e i n d a c h n e r , F. (1875): Beiträge zur Kenntnis der Chromiden des Amazonenstromes. Sber. K. Akad. Wiss. Wien. 71: 61—137.
- T h y s v a n d e n A u d e n a e r d e , D. F. E. (1964): Révision systématique des espèces congolaises du genre *Tilapia*. Ann. Mus. r. Afrique centrale, Sér. in-8°, Sci. zool. (124): 1—155.
- T r e w a v a s , E. (1935): A synopsis of the cichlid fishes of Lake Nyasa. Ann. Mag. nat. Hist. (10) 16: 65—118.
- (1964): A revision of the genus *Serranochromis* Regan. Ann. Mus. r. Afrique centrale, Sér. in-8°, Sci. zool. (125): 1—58.
- (1974): The freshwater fishes of Rivers Mungo and Meme and Lakes Kotto, Mboandong and Soden, West Cameroon. Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.) 26: 329—419.
- V a n d e w a l l e , P. (1971): Comparaison ostéologique et myologique de cinq Cichlidae africains et sud-américains. Ann. Soc. r. zool. Belgique 101: 259—292.
- * — (1973): Ostéologie caudale des Cichlidae. Bull. biol. France Belgique 107: 275—289.
- W i c k l e r , W. (1956): Der Haftapparat einiger Cichliden-Eier. Z. Zellforsch. mikr. Anat. 45: 304—327.
- * — (1960): Über die systematische Stellung von "*Apistogramma*" *ramirezi* Myers & Harry. Monatschr. Ornithol. Vivark. Abt. B. Aquar. Terr. 7: 327—328.
- * — (1966): Sexualdimorphismus, Paarbildung und Versteckbrüten bei Cichliden. Zool. Jahrb. Abt. Syst. 93: 127—138.
- Z a n d e r , E. (1906): Das Kiemenfilter der Teleostee. Z. wiss. Zool. 84: 620—713.

Literature search ended December 1976, completions admitted till December 1977.

Department of Ecological Zoology, Umeå University, S-901 87 Umeå, Sweden.

Present address. — Swedish Museum of Natural History, Section for Vertebrate Zoology, S-104 05 Stockholm 50, Sweden.



XL
1
8716
SE
14

ZUR ETHOLOGIE DER FORTPFLANZUNG
UND JUGENDENTWICKLUNG
DES HABICHTSKAUZES
(*STRIX URALENSIS*)
MIT VERGLEICHEN ZUM WALDKAUZ
(*STRIX ALUCO*)

von

WOLFGANG SCHERZINGER



BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN, Nr. 15
1980

Herausgeber:
ZOOLOGISCHES FORSCHUNGSMUSEUM
UND MUSEUM ALEXANDER KOENIG
BONN

BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN

Die Serie wird vom Zoologischen Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig herausgegeben und bringt Originalarbeiten, die für eine Unterbringung in den „Bonner Zoologischen Beiträgen“ zu lang sind und eine Veröffentlichung als Monographie rechtfertigen.

Anfragen bezüglich der Vorlage von Manuskripten und Bestellungen sind an die Schriftleitung zu richten.

This series of monographs, published by the Zoological Research Institute and Museum Alexander Koenig, has been established for original contributions too long for inclusion in „Bonner Zoologische Beiträge“.

Correspondence concerning manuscripts for publication and purchase orders should be addressed to the editor.

L'Institut de Recherches Zoologiques et Muséum Alexander Koenig a établi cette série de monographies pour pouvoir publier des travaux zoologiques trop longs pour être inclus dans les „Bonner Zoologische Beiträge“.

Toute correspondance concernant des manuscrits pour cette série ou des commandes doivent être adressées à l'éditeur.

BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN, Nr. 15, 1980

Preis 16 DM

Schriftleitung/Editor:

Dr. H. Ulrich

Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig

Adenauerallee 150—164, 5300 Bonn, Germany

Druck: Bonner Universitäts-Druckerei

ZUR ETHOLOGIE DER FORTPFLANZUNG
UND JUGENDENTWICKLUNG
DES HABICHTSKAUZES
(*STRIX URALENSIS*)
MIT VERGLEICHEN ZUM WALDKAUZ
(*STRIX ALUCO*)

von

WOLFGANG SCHERZINGER

BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN, Nr. 15
1980

Herausgeber:
ZOOLOGISCHES FORSCHUNGSMUSEUM
UND MUSEUM ALEXANDER KOENIG
BONN



INHALTSVERZEICHNIS

	Seite
1. Einleitung.....	5
2. Stimminventar	7
2.1 Stimmen der Jungvögel.....	7
2.2 Stimmen der Altvögel	9
2.3 Aufbau des Stimminventars	17
2.4 Vergleiche mit der Stimme des Waldkauzes	18
3. Der Balzverlauf	24
3.1 Jahresphänologie der Balz.....	24
3.1.1 Rufintensität.....	24
3.1.2 Einzellaute.....	25
3.1.3 Die Phasen der Balz	25
3.2 Balz und Aktivität	26
4. Die Balz	30
4.1 Innerartliches Aggressionsverhalten während der „territorialen Balzphase“.....	30
4.2 Die „sexuelle Balzphase“	31
4.2.1 Sozialverhalten	31
4.2.2 Nestdemonstration	32
4.2.3 Beuteübergabe.....	33
4.2.4 Kopulation.....	34
5. Brut und Brutpflege	36
5.1 Eiablage	36
5.2 Brut	38
5.3 Brutpflege	40
5.4 Feindverhalten am Nest	41
5.5 Fütterung der Jungen	43
6. Die Jugendentwicklung.....	45
6.1 Gefieder und Mauser	45
6.2 Körperpflege	47
6.3 Körperentwicklung	49
6.4 Körperhaltungen.....	50
6.5 Lokomotion	51
6.6 Nahrungsaufnahme	55
6.7 Sozialverhalten und Führungszeit	56
6.8 Feindverhalten der Jungen.....	56
Zusammenfassung	60
Summary.....	61
Literaturverzeichnis	63

1. EINLEITUNG

Der Habichtskauz (Uraleule, *Strix uralensis*) bewohnt die Paläarktis in rund 14 Rassen (Eck & Busse 1973). In Europa liegt sein Hauptverbreitungsgebiet in den Nadelwäldern Skandinaviens (= *Strix u. liturata*), davon isoliert findet sich ein Reliktbestand im Karpatenraum (= *Strix u. macroura*), von wo die Art gelegentlich in Alpenraum und Böhmerwald vorstößt (Mebs 1974, Niethammer 1938).

In Europa leben drei Vertreter der Gattung *Strix*: Waldkauz — *Strix aluco*, Habichtskauz — *Strix uralensis*, Bartkauz — *Strix nebulosa*. Ihre großräumige Verbreitung ist durch die Klimazonen deutlich charakterisiert, wobei die kleinste Art (*Strix aluco*) südliche Areale, die größte (*Strix nebulosa*) die nordischen Wälder besiedelt. Das Brutgebiet von *Strix uralensis* überlappt in Südost-Europa mit dem des Waldkauzes, in Nord-Europa mit dem des Bartkauzes.

Im Rahmen der Zucht- und Wiederansiedlungsversuche mit Habichtskäuzen im Nationalpark Bayerischer Wald konnte ich zwischen 1970 und 1977 an fünf Brutpaaren beobachten, die in der Voliere insgesamt 27 Junge aufzogen (vgl. Scherzinger 1974). Die Beobachtungen wurden vorwiegend an 2 Paaren aus einem Versteck in 30 m Entfernung mit Fernglas, Nachtsichtgerät, langem Mikrofonkabel (zum Abhören des Geschehens in der Höhle) und Diktiergerät durchgeführt.

Zum Vergleich des Verhaltens freilebender Käuze besuchte ich die Brutgebiete der Slowakei auf 3 Exkursionen, wo mich Herr St. Danko in freundschaftlicher Weise führte.

Im gleichen Zeitraum erzielte ich 8 Junge vom Waldkauz aus der Zucht und zog mehrere „Findelkinder“ unterschiedlichen Alters von Hand auf. Weitere Daten konnten bei Beringungsarbeiten gewonnen werden. Außerdem ließ ich Waldkauz-Eier vom Habichtskauz ausbrüten und die Jungen großziehen bzw. Waldkauzbruten vom Habichtskauz mitbetreuen.

Vorliegende Arbeit soll einen Beitrag zur systematischen und ethologischen Stellung des Habichtskauzes geben sowie dessen Abgrenzung gegen den Waldkauz darstellen (Abb. 1).



Abb. 1: Männchen von Habichts- und Waldkauz. *Strix uralensis* ist durch größeren Körper, längeren Stoß und deutlich kleinere Augen gekennzeichnet. Das Brustgefieder zeigt bei *S. aluco* Längs- und Querlinien, bei *S. uralensis* vorwiegend Längslinien.

2. STIMMINVENTAR

Den Versuch, das gesamte Stimminventar des Habichtskauzes zu erfassen und zu analysieren, haben erstmals Stadler (1945) und Holmberg (1974) unternommen. Vorliegende Aufstellung umfaßt ein wesentlich vollständigeres Material mit sonographischen Belegen. Darüber hinaus sollen Beschreibungen von Klang und Strophenaufbau die Lautqualität, von Situation und Jahreszeit die voraussichtliche Motivation erläutern. Besonders berücksichtigte ich Intensitätsabstufungen und die zahlreichen Übergänge, Kombinationen und Mischformen der Lautäußerungen, die die Herstellung von Querverbindungen der gut abgrenzbaren Rufe und Gesänge innerhalb des Inventars sehr erleichtern.

Als vorwiegend nachtaktive Jäger stützen die Eulen den Großteil ihres Informationssystems auf akustische Signale. Im Vergleich zu anderen Eulen Mitteleuropas verfügt der Habichtskauz wegen der zahlreichen Intensitätsabstufungen innerhalb einzelner Lautkomplexe über ein selten reichhaltiges Stimminventar. Das hier wiedergegebene Inventar dürfte hinsichtlich der isolierbaren Einzeläußerungen vollständig sein.

Eine Fehlerquelle kann die Gefangenschaftshaltung bei der Beurteilung der Motivation insofern stellen, als einerseits wegen Platzmangels nicht immer Lokal- und Objektbezug erfaßbar sind und andererseits wegen fehlender Rivalen und Feinde Partner und Junge häufig als Ersatzobjekte attackiert werden.

2.1 Stimmen der Jungvögel

Stimmföhlungs- und Bettellaut: Während der 1. Nestlingswoche bettelt das Junge mit rauhem „psjiet“. Dieser einsilbige Laut wird in der 3. Woche zu kräftigem „pchip“, in der 8. Woche zu zischen-dem „pschjit“, in der 12. Woche schrill „pschwat“ oder „tschjit“, in der 16. Woche zu „tschwök“, was an das Betteln flügger Uhus erinnert.

Gleichzeitig verfügt die Eule auch über einen zweisilbigen Laut, der sich weder in Funktion noch Intensitätsgrad abzuheben scheint (1. Woche „chijit“, „ki.sip“; 2. Woche rauh „tj.chip“; 10. Woche „k.pschji“; 12. Woche „kji.scht“), doch mit zunehmendem Alter in den Vordergrund tritt. Während die Betonung einsilbiger Laute am Anfang liegt (z.B. „szip“), wird bei zweisilbigen der Schluß betont (z.B. „ki.szip“) (Abb. 3). Diese Laute erinnern stark an Waldkauz-Betteln (bei Wendland 1963: „kzik“, „kwik“; Abb. 8) und leiten direkt zum Stimmföhlungs-laut der Altvögel über (Abb. 4).

Die Nestlinge betteln spontan, als Antwort auf Bewegungen und Lockrufe des ♀ über ihnen, ebenso auf Berühren von Schnabel und Kopf. Ge-

gen Ende der Nestlingszeit reagieren sie auch auf Reviergesang und Bettellaut des ♀ außerhalb der Bruthöhle, Nestlockrufe und Reviergesang des ♂ mit Betteln. Die Rufhäufigkeit entspricht während der Nestlingszeit weitgehend Dauer und Intervall der Fütterungen. Ästlinge rufen hingegen anhaltend auch nach Sättigung, was die Funktionserweiterung dieser Äußerung als Stimmföhlungslaut verdeutlicht. Flüge Junge betteln bereits auf den Anblick beutetrager Eltern. Dieser Laut ist noch über die Führungszeit hinaus zu hören (letztes „Betteln“ am 20. 8. 1974 bzw. 21. 8. 1975; entspricht einem Alter von 103 bzw. 121 Tagen).

Unlustäußerung Schirken: Bereits 2 Tage vor dem Schlupf reagieren die Jungeulen auf Rollen und Schütteln des Eies mit zirpenden Rufen. Im Laufe der Nestlingszeit differenzieren sich 2 Typen von Schirklauten. Bei Unterkühlung, Verlust von Sozialkontakt oder Gleichgewicht äußert das Junge ein trillerndes Gäckern in lockerem Stakkato und rascher Folge („si.si.si.si“), dessen Einzelsilben oft verhalten, weich oder stimmlos klingen. Von diesem „Kälte-Bibbern“ (vgl. König 1965) unterscheidet sich das kräftig zirpende bis grell zwitschernde „Angst-Schirken“, das sich aus einer Folge hervorgepreßter Strophen aufbaut („tsr.tsr.tsr...tsr.tsr.tsr“; Abb. 6). Diese Angst- und Abwehrlaute bringen die Nestlinge, wenn das ♀ bei der Fütterung zwischen ihnen nach Futterbrocken sucht, bei gegenseitigem Beknabbern und derbem Anfassen; Ästlinge bei Raufereien, Verfolgungsflügen und Beutestreitigkeiten sowie beim Abfangen. Während das weichere „Bibbern“ auf die erste Nestlingszeit beschränkt ist (letzte Beobachtung am 10. Lebenstag), bleibt das „Angst-Schirken“ als entsprechender Laut der Altvögel erhalten.

Warnlaut: Ein hohes, kurzes „chiep“ hörte ich erstmals von 27 Tage alten Jungen bei gleichzeitiger Tarnstellung auf überraschendes Auftauchen von Personen. 50–55 Tage alte Junge warnen mit einem heiser gestoßenen Pfiff, ähnlich einer Gemse (schnalzend „szo“, pfeifend „szip“). Gegen Ende der Führungszeit sind solche Erregungslaute häufig zu hören (quäkend „tsäk“, fauchend „tchip“, abgehackt „chjök“, „sjou“; Abb. 5) und folgen meist in rascher Serie aufeinander. Mit 89 bzw. 110 Tagen sind sie vom Warnlaut der Altvögel kaum noch zu unterscheiden. Bisher konnte ich keine Feindreaktionen von Eltern oder Geschwistern auf das Warnen der Jungvögel beobachten.

K n a p p e n: Mit 14 Tagen ließen die Jungen erstmals diesen Instrumentallaut (Runte 1954) bei Annäherung unbekannter Gegenstände, Hineingreifen in die Höhle, Umkippen, Abstürzen und Erschrecken hören. Ab dem 15. Tag **f a u c h t e n** sie auch, z.B. bei plötzlichen Bewegungen des Pflegers.

Stimmbruch: Heinroth (1934) registrierte bei handaufgezogenen Eulen den Wechsel des kindlichen Stimminventares ab dem 68. Lebenstag. Deutlich wird der Stimmwechsel jedoch erst mit Übernahme einiger Elemente aus dem Inventar der Altvögel. Jungeulen brachten Ansätze von Reviergesang, Bellen, Betteln und Warnen erst ab dem 104.—107. Tag. Am 110. Lebenstag äußerten sie Betteln, ♀-Ruf, Brummen und ♀-Reviergesang noch nebeneinander (z.B. 23. 8.). Den Reviergesang junger ♂ hörte ich nur selten im Herbst, spontan stets ab der folgenden Frühjahrsbalz. Die Laute der Jungeulen unterschieden sich ab Oktober (Herbstbalz) nicht mehr von denen der Altvögel.

2.2 Die Stimmen der Altvögel

Die Stimmen von ♂ und ♀ unterscheiden sich hauptsächlich durch die Klangfarbe (♂ weich, voll; ♀ rauh, grell). Die meisten Laute sind beiden Geschlechtern eigen.

Brummen: In engem Sozialkontakt (Kraulen, Schnäbeln) und während der Balz auf geringe Distanz äußern ♂ und ♀ ein stimmhaftes, kaum hörbar leises Brummen. Die Klangfarbe ist summend (Kraulen), dumpf grollend (Rivalität), knurrend (Balz am Nest), gurgelnd (Herbstbalz) (Abb. 2). Ein Brummen des ♀ hört man vor allem während der Balz bei Nestinspektionen durch das ♂ und nach Paarungen. Aus der Begleitsituation kann man auf aggressive Komponenten dieses Stimmföhlungs-laudes schließen. Selbst während des Kraulens dürfte er soziale Spannung ausdröcken. Gewöhnlich sind die Laute gedehnt und bis zu 1 sec lang und folgen in unrhythmischer Reihe. Bei der Balz springt das Brummen gelegentlich in Reviergesang, Bellen, „korah“- und „chroooh“-Laute über. Eine entsprechende Äußerung dürfte beim Waldkauz das „Raunzen“ sein.

Reviergesang: Der Gesang baut sich aus Strophen zu je 3 Silben auf, die einzeln oder gereiht gesungen werden (Abb. 2). Die 1. Silbe klingt beim ♂ als dumpfes, hohles „buhuu“ (Betonung am Ende). Nach einer Pause von 2—3 sec folgt die 2. Silbe mit „buhulo“ (Betonung am Anfang) und die 3. nach kurzem Absetzen mit „buhu“ (Betonung am Anfang). Zur Balz können zahlreiche Strophen in unregelmäßigen Intervallen (1—60 sec) folgen (z.B. 18 Strophen in 25 min am 24. 2. 1974). In Nestnähe sowie zur Paarungseinleitung dauern die Intervalle meist weniger als 1 sec. Als Maximalwert registrierte ich 28 Strophen in einer Folge. Zur Abwehr der Angriffe des ♀ brachte ein ♂ die Silben ohne Pause rasch gereiht. Mitunter wird nur die 1. Silbe gesungen, der Rest ganz verschluckt, seltener die 2. und 3. Silbe alleine vorgetragen (vgl. Stadler 1945).

Der Gesang klingt hohl hallend gegen Rivalen im benachbarten Gehege, meist weich gedämpft gegen den Partner. Dementsprechend ist er im Freiland maximal 1–2 km weit zu hören (Holmberg 1974). Vor der Kopula, in den Brutpausen des ♀, zur Beuteübergabe gegenüber ♀ und Jungen singt das ♂ verhalten und wohlklingend. Bei intensivem Singen streckt das ♂ den Kopf in steiler Haltung vor, bläht die Kehle und legt 2 weiße Halbmonde am Schleierrand seitwärts des Schnabels frei. Untersuchungen über einen Signaleffekt dieser Zeichnung fehlen. In Übereinstimmung mit der üblichen Terminologie bezeichne ich diesen typischen Balzlaut, der gegen Rivalen und Geschlechtspartner gleichermaßen gerichtet ist, als „Reviergesang“.

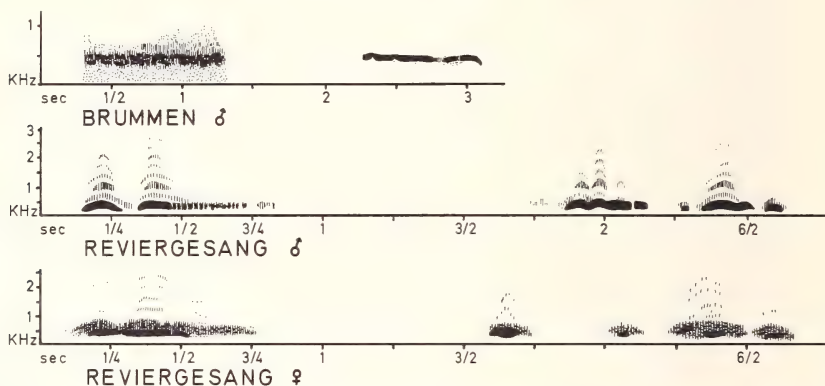


Abb. 2: Habichtskauz: Reviergesang.

Der entsprechende Gesang des ♀ ist ebenfalls dreisilbig, klingt jedoch rau krächzend („chohä...chröb.o.chrähä“, Betonung wie bei ♂; Abb. 2). Häufiger als das ♂ verschluckt das ♀ die 2. und 3. Silbe (z.B. als Stimmföhlungs-laut während der Brutpause) oder bringt diese alleine (z.B. als zweisilbigen Lockruf bei Fütterung oder Kraulen der Ästlinge). Das ♀ äußert den Reviergesang relativ unspezifisch gegenüber der Brut, im Wechselgesang mit dem ♂, bei Angriffen gegen ♂, Rivalen, Brutstörrer und Feinde. Sein Gesang begleitet häufig aggressive Handlungen. Die ♀ scheinen allgemein ruffreudiger zu sein. Stadler (1930) wies bereits auf die große Ähnlichkeit der rhythmischen Gliederung des Reviergesanges bei Waldkauz und Habichtskauz hin.

Nestlocken: Obgleich beide Geschlechter über diesen Laut verfügen, ist er meist nur vom ♂ zu hören. Er baut sich aus einer klangvollen, weichen Serie einfacher „buh“-Silben auf, deren Tonhöhe in leichtem Crescendo aufsteigt oder gleichbleibt (Abb. 3). Ich zählte dreimal eine, vierzehnmal zwei, siebenundzwanzigmal drei, siebenzehnmal vier, siebenzehnmal fünf, sechsmal sechs, zweimal sieben und zweimal acht Sil-

ben pro Strophe. Die längste Ruffolge dauerte 5 min (6. 3. 1976). Die Eule lockt meist im Sitzen, selten im Flug. Das σ ruft mit Balzbeginn im Winter, meist bei Nestinspektionen im Flugloch oder auf dem Höhlenboden. Später lockt es zu Beuteübergaben und zur Fütterung der Ästlinge sowie zur „Begrüßung“ des φ am Beginn der Brutpausen.

Zu Balzbeginn brachten σ und φ eines jungen Paares (ca. 10 Monate) das Nestlocken im Wechselgesang. Der Laut klingt beim φ blechern rau und trägt weniger weit („chro.chro“; Abb. 3). Ich registrierte einmal vier, dreimal fünf, sechsmal sechs, je einmal sieben und acht Silben pro Strophe. Die φ alter Paare lassen selten mehr als 1–2 Strophen hintereinander hören. Sie singen ebenso vom Flugloch der Bruthöhle aus, im Höhleninneren oder auf dem Ast.

Das Nestlocken ist vorwiegend zu Balzbeginn im Frühling bzw. zur Anpaarung, vereinzelt während der Brut- und Aufzuchtperiode, kaum aber zur Herbstbalz zu hören. Stadler (1945) verglich diesen Laut mit dem „Kollern“ des Waldkauzes.

Fütterungslaut: Die Nestlinge werden durch einen kräftigen Triller des φ zur Futterabnahme stimuliert, dessen Strophen als unreines, dunkel zwitscherndes „tschrrt“ von maximal 1 sec Dauer klingen (Abb. 3). Sie folgen in unrythmischer Serie und wirken hervorgepreßt. Im typischen Fall setzt das φ mit diesem Laut gegen Ende einer Fütterung

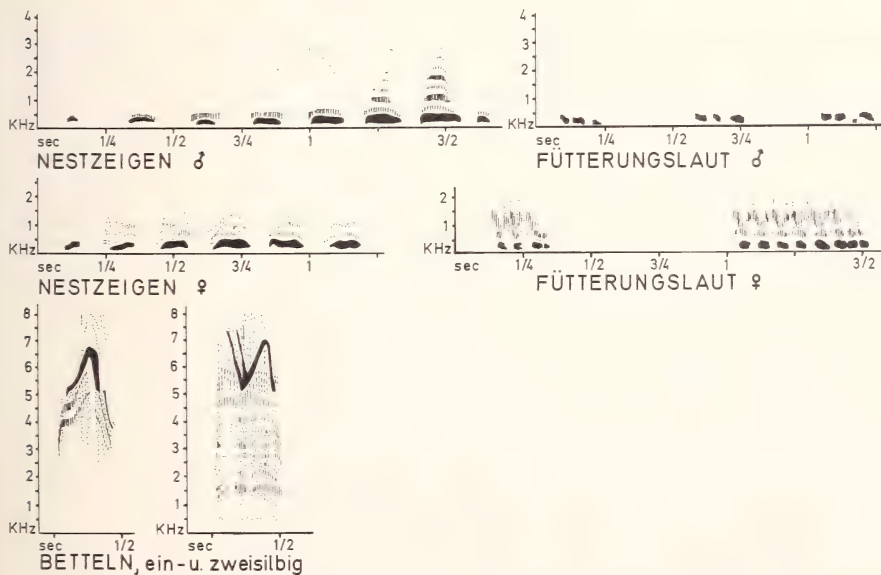


Abb. 3: Habichtskauz: Lock- und Bettellaute.

ein, wenn die Jungen zögernd oder nicht mehr abnehmen. Bei normalem Brutverlauf konnte ich den Fütterungslaut vom ♂ nicht hören. Bei einem „Mischpaar“ hingegen versorgte das Habichtskauz-♂ regelmäßig die Jungen eines Waldkauz-♀ im Nistkasten und äußerte zu den Fütterungen dunkle, schnurrende Trillerserien. Die Laute waren tiefer und heiserer als beim ♀ und von geringer Amplitude (Abb. 3).

Bei der Handaufzucht konnte ich Betteln und Futterabnahme der blinden Nestlinge durch Imitation des Lockrufes von Waldkauz oder Uhu (den des Habichtskauzes kannte ich noch nicht) erfolgreich auslösen. Selbst ein einwöchiges Junges, das von seiner Mutter aufgezogen wurde, reagierte auf diese „falschen“ Signale! Bei dem erwähnten „Mischpaar“ bettelten die Waldkauzjungen sowohl auf die Laute der eigenen Art als auch auf die des Habichtskauz-Stiefvaters.

Den Fütterungslaut konnte ich während der ersten Nestlingszeit regelmäßig, später nur vereinzelt, nach dem Ausfliegen der Jungen aber nicht mehr vernehmen. Beim Waldkauz besteht der entsprechende Laut aus einem monoton gereihten trocken gackernden Triller.

K o n t a k t - b z w . B e t t e l l a u t d e s ♀ : Während der Brutperiode äußert das ♀ einen geschlechtsspezifischen Laut, der im typischen Fall zweisilbig ist, wetzend rauh wie „kuwäck“ klingt (Betonung am Ende; Abb. 4) und monoton in Intervallen von 1–5 sec wiederholt wird. Das ♀ ruft schrill „kü.wü“, trocken „goweh“, raunzend „kwiej“ oder häufig nur einsilbig „chwä“ oder „chwet“ (heiser), „kwatt“ (knarrend) oder „swjo“ (stimmlos).

Dieser Laut ist zur Balz die häufigste Äußerung des ♀ im Wechsel mit Reviergesang oder Nestlocken des ♂. Er wird im Sitzen und Fliegen gebracht. Mit diesem „Bettellaut“ veranlaßt das hudernde ♀ das ♂ zum Beuteeintragen und leitet mit ihm als „Lockruf“ die Fütterung der Jungen ein. Zur territorialen Balzphase setzt das ♀ denselben Laut auch aggressiv gegen Rivalen ein. In letzterem Fall klingt er als grelles „kuwäck“ oder rauh bellend als „kräh“. In solchen Situationen lassen sich die Einzellaute nur im Zusammenhang mit der gesamten Rufaktivität bestimmen, da sie akustisch vom „korah“ der Revierabgrenzung bzw. vom Bellen kaum noch zu unterscheiden sind. Dieser ♀-spezifische Laut ist im allgemeinen auf die Brutperiode bis zum Selbständigwerden der Jungen und die Herbstbalz beschränkt. Er erinnert in Klang und Rhythmik deutlich an den entsprechenden Laut des Waldkauzes („kuwitt“; Abb. 8).

B e l l e n : Ein hundeartiges Kläffen oder Bellen wird als besonders artkennzeichnend beschrieben (z.B. Kuhk 1942). Es variiert in der Klangfarbe sehr stark, im Aufbau nur wenig, und ist somit meist gut anzusprechen. Die Eule ruft gewöhnlich nasal „wä“, „quä“, „wü“ oder „wu“, kurz hervorgestoßen oder bellend (Abb. 4), seltener raunzend, wie „chrau“

oder „chrou“, weich und voll wie „buj“ oder hell und klar wie „wu.wu“. Geschlechtsunterschiede (vgl. Holmberg 1974) konnte ich nicht finden.

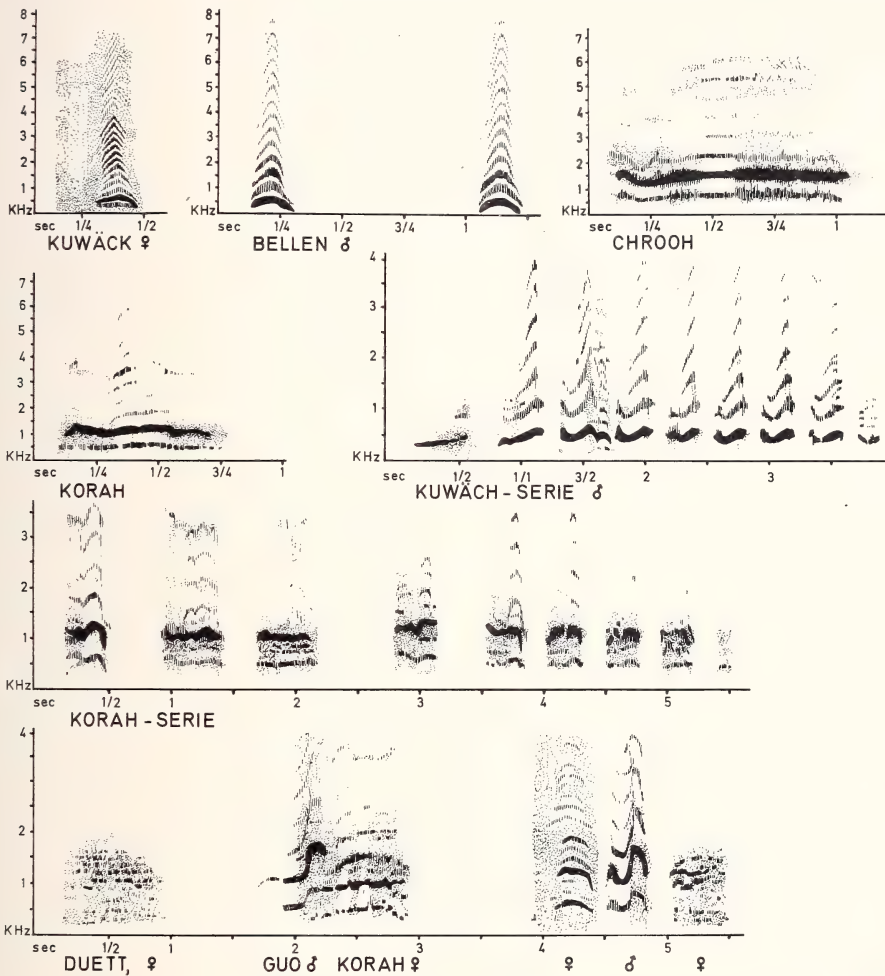


Abb. 4: Habichtskauz: Kontakt- und Distanzierungslaute.

Der Laut wird einzeln, in Zweier- oder Dreiergruppen oder als monotone Serie vorgetragen, am häufigsten als Doppelruf mit Intervallen von 2–4 sec in Abständen von 3–8 sec ($\bar{\Delta} = 4,5$ sec, $n = 37$), meist frei auf einer Warte sitzend, vor allem zu Aktivitätsbeginn am Morgen und Abend. Er begleitet mitunter Drohstellungen gegen Rivalen und artfremde Eulen. Da die Laute nicht an den Partner gerichtet werden, dürften sie vor allem als Kontaktlaut auf große Distanz bzw. als „Distanzierungsang“ dienen.

Auf das Bellen von Artgenossen oder das ähnlich klingende Schrecken eines Rehbocks reagiert der Kauz mit Bellen, „korah“- und „chrooh“-Schreien oder mit stummem Anfliegen in leichter Drohhstellung. Eng zusammengezogene Doppelrufe, wie sie erregte Eulen manchmal äußern, sind dem Kontaktlaut des ♀ ähnlich und für die territoriale Balzphase typisch. Diesem Laut könnte das Kreischen des Waldkauzes („kjiwitt“; Abb. 8) entsprechen.

Warnlaut: Ähnlich dem Bellen klingen kurz gestoßene „chwä“, „kwäck“, „wjäck“ oder „juck“ als Warnrufe (Abb. 5); selten einzeln, meist zwei- oder dreimal in kurzer Folge, besonders häufig während der Führungszeit von den „wachesitzenden“ Altvögeln nahe den Ästlingen zu hören. Flügge Jungvögel fallen meist sofort mit entsprechenden Lauten ein, zeigen aber weder gerichtete Orientierung, noch Tarn- oder Drohhstellung gegen den Feind.

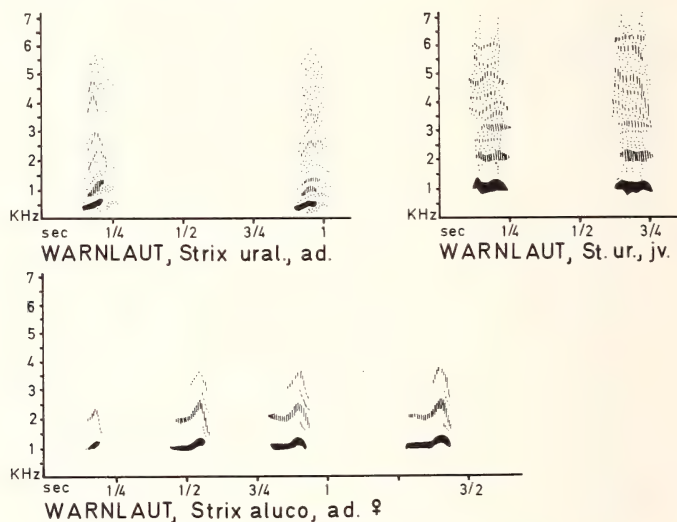


Abb. 5: Habichtskauz und Waldkauz: Warnlaute.

Warnrufe des ♀ registrierte ich im Freiland in langen Serien bei Nestkontrollen und Annäherung an die Ästlinge. Der Altvogel warnte sogar beim Passieren eines Rehes unter dem Sitzast des Jungen! Der Waldkauz warnt recht ähnlich mit „quätt.wett“ („uett“ bei Wendland 1963).

Aggressivlaute: Grelle, durchdringende Schreie, die nebeneinander und mit fließenden Übergängen in Wechselgesängen der Partner und Rivalen vorkommen. Sie sind im Zusammenhang mit Drohhstellungen oder aggressiven Handlungen vornehmlich während der Herbstbalz zu hören und dürften der Revierabgrenzung bzw. als Distanzie-

rungslaute dienen. Mir ist es nicht gelungen, diese 3 Laute nach Intensitätsgrad oder Verschiedenheit ihrer Bedeutung voneinander klar zu trennen, weshalb sie hier unter dem Arbeitsbegriff „Aggressivlaute“ zusammengefaßt wurden.

„k o r a h“ - S c h r e i : Im Gegensatz zu Reviergesang, Betteln oder Bellen, bei welchen die Eule mit geschlossenem Schnabel ruft, beugt sie sich beim „korah“-Schrei mit weit aufgerissenem Schnabel vor. Häufig sind Bauch- und Körpergefieder gleichzeitig geplustert; zusätzlich können Schwingen und Stoß gespreizt und im Extremfall sogar Drohstellungen mit schlaff hängenden Schwingen und weit gefächertem Schwanz gegen den Artgenossen eingenommen werden. Der Laut ist grell und klingt kreischend wie „kwarah“, röchelnd wie „chrüh“ oder raunzend wie „kwüäh“ und wird stets auf der 2. Silbe betont (Abb. 4). Seltener ist er als einsilbiges „krah“ zu hören. Nicht jeder kurze, harte Laut kann immer eindeutig als Warnen, Bellen oder „korah“-Schrei bestimmt werden, da alle diese Äußerungen in ähnlichen Situationen auftreten.

„korah“-Schreie gehen mitunter direkt aus dem Bellen hervor (z.B. „kwa - gwo - krah - korah“) und werden meist zu einer schrill anschwellenden Reihe gesteigert, was sich wie krächzendes Gackern anhört. Dieser Laut ist mit Balzbeginn im Winter (I—II) und vor allem im Herbst (IX—X) regelmäßig zu hören. Er wirkt durch Situation (territoriale Balzphase) und Körperhaltung durchaus aggressiv und wird gegenüber den selbständigen Jungen, fremden Artgenossen sowie Rivalen und auch gegen artfremde Eulen geäußert. Im Herbst rufen nicht selten mehrere Paare im Wechselgesang, wobei Sicht- und Rufkontakt solche Rufserien auslösen können.

„c h r o o h“ - S c h r e i : Klang und Charakter dieses Lautes sind am ehesten mit schaurig, durchdringend, weittragend wiedergegeben. Die Einzellaute können bis zu 2 sec lang sein (Abb. 4). Selten isoliert, sind sie meist zu Serien mit steigender Amplitude gereiht. Die 1. Silbe klingt dann mitunter wie gedämpftes Grollen, die nächsten Silben zeigen Übergänge zum „korah“ und schließen als bellendes Gackern der „korah“-Reihe ab (z.B. „chroooh - chroao — chroaah — korah.korah.korah“). Die Eule reißt auch bei diesen Lauten den Schnabel weit auf, jedoch betont sie beim „chroooh“ den Anfang jeder Silbe.

Der „chroooh“-Schrei dürfte eine Variante des „korah“-Schreies auf höherer Aggressionstufe darstellen. Ich notierte ihn ausschließlich bei akustischen Rivalitäten zwischen Altvögeln während der Herbstbalz.

„g u o“ - S c h r e i : Dieser Laut ist hauptsächlich vom ♂ zu hören. Er klingt klar, hallend wie „guo“, „guok“, „gujuk“, „goau“ oder „kwau“

und wird auf der 2. Silbe betont (Abb. 4). Ich registrierte ihn selten isoliert, vielmehr reiht er sich zu markanten Lautfolgen, wobei das ♂ solche „guo“-Reihen in alternierendem Wechsel mit der „korah“-Reihe des ♀ äußert. In einzelnen Fällen notierte ich aber vom ♀ alleine „guo“ und „korah“ in langen Strophen (vgl. Abb. 4). Durch rasche Aneinanderreihung und Verstümmelung zu einsilbigen „go.go.gok“ endet dieser Gesang häufig in lebhaftem Gegacker.

Auch dieser Laut ist für die territoriale Balzphase typisch, doch konnte ich ihm neben „korah“- und „chroooh“-Schrei keine spezifische Bedeutung zuordnen. Ich hörte ihn vereinzelt im Winter (2. 3., 3. 3.), regelmäßig aber im Herbst (Mitte IX bis Ende X). Er fehlt während der Brutperiode und tritt frühestens nach Selbständigwerden der Jungen auf (23. 8., 28. 8.).

Die kreischend grellen Aggressiv-Laute stellen den akustischen Höhepunkt der Herbstbalz dar und können in ihrem Klangbild etwa mit Marder- oder Dachsranz verglichen werden. Funktionell entsprechen diese Äußerungen dem „Greinen“ des Waldkauzes (vgl. Abb. 9).

Schirken: Dieser Laut drückt Unbehagen bzw. Angst aus und wird in gleicher Form bereits von Nestlingen geäußert. Das Schirken der Altvögel klingt surrend hell beim gegenseitigen Kraulen, metallisch trillernd bei Raufereien und körperlicher Berührung, als weicher, „winselnder“ Triller beim Angriff auf Brutstörer. Am Höhepunkt der Kopula ist ein grelles Zwitschern zu hören, das eine Variante des Schirkens darstellen dürfte (Abb. 6). In zwei Fällen konnte ich mit Sicherheit das ♂ als Urheber dieses Lautes feststellen. Nach Lindblad (1967) kreischt bei der Paarung das ♀.

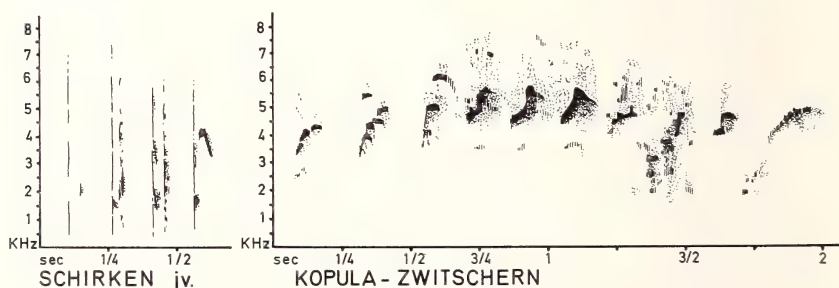


Abb. 6: Habichtskauz: Schirklaute.

F a u c h e n: Dieser Abwehrlaut ist nur selten zu hören. Bei leicht geöffnetem Schnabel faucht die Eule stimmlos gegen überraschend auftauchende Feinde oder den angreifenden Artgenossen. Im Schrifttum wird er nur bei Wels (1912) erwähnt.

K n a p p e n : Wie Zeitlupenfilme von H. Frey zeigen (Abb. 7), preßt die Eule den Unterschnabel gegen die Schnabelspitze und läßt ihn plötzlich körperwärts abrutschen. Dadurch entsteht ein hölzernes Knacken. Diesen Instrumentallaut, der auch als klappernde Serie gebracht wird, äußert die Eule bei recht unspezifischer Erregung: bei Anblick oder Angriff eines Feindes (z.B. hassender Greifvogel) oder Artgenossen, häufig in der Drohstellung, bei Angriffen gegen Brutstörer, aber auch bei Fehlleistungen (z.B. Absturz vom Ast), erschwelter Kotabgabe (Schmerz?) und „lustvollem“ Beutefangspiel. Die Erregungs- bzw. Unlustäußerungen Schirken, Fauchen, Warnen und Knappen sind ganzjährig zu beobachten und bei den meisten Eulenarten sehr ähnlich.

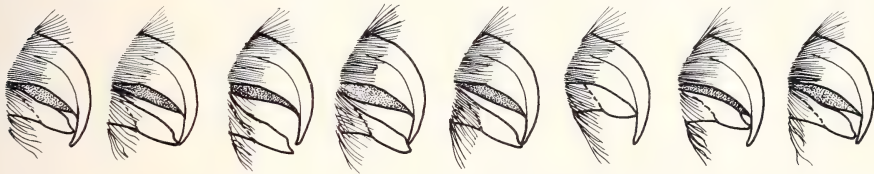


Abb. 7: Knappen. Der Unterschnabel rutscht kraftvoll von der Spitze des Oberschnabels ab und prallt gegen dessen Seitenkanten (nach Zeitlupenfilm H. Frey).

2.3 Aufbau des Stimminventars

Die unterschiedlichen Laute sind beim Habichtskauz als relativ starre Signale gut gegeneinander abgegrenzt (vgl. Marler & Hamilton 1972). Sämtliche Äußerungen sind erblich fixiert. Wenn auch individuelle Variationen in Klang und Rhythmik vorkommen, so zeigen die Stimmen isoliert aufgezogener Individuen keine relevanten Abweichungen. Sie erscheinen für vergleichende Betrachtungen somit besonders geeignet.

Innerhalb des Gesamtinventars lassen sich die Einzellaute nach der Ähnlichkeit ihres Aufbaues (Struktur und Rhythmik) oder nach ihrer Funktionsverwandtschaft in Gruppen zusammenfassen. Übereinstimmung in möglichst vielen bzw. markanten Merkmalen kann als Hinweis auf eine gemeinsame phylogenetische oder ontogenetische Basis angesehen werden (Thielcke 1970). Besonders aufschlußreich erscheinen dabei alle Übergangs- und Zwischenformen, soweit sie sich von Mischlauten trennen lassen. Dadurch kann das Inventar als Beziehungssystem angesprochen und als Gerüst dargestellt werden (Tab. 2).

Innerhalb der Jungvogellaute besteht eine deutliche Affinität zwischen einsilbigem Kontaktlaut und Warnlaut. Über die Ontogenese lassen sich Knappen, Angstschirken und Warnen vom Jungvogel direkt zum Altvogel verfolgen. Das zweisilbige Betteln der Jungen erscheint im Kontaktlaut des ♀ wieder. Viel schwieriger ist die Rückführung der restlichen Laute der Altvögel, da der Stimmwechsel ziemlich abrupt und

kurzfristig ist. Die Jungen äußern während des Stimmbruchs die meisten Laute derart stark verzerrt und entstellt, daß eine Zuordnung sehr erschwert wird. Innerhalb des Adultinventares lassen sich der „chroooh“- und „korah“-Schrei auf intensives Bellen und das Bellen auf den Kontaktlaut zurückführen. Vor der Kopula äußert das ♂ rasch gereihte und verhalten weiche Strophen des Reviergesanges, die nicht selten auf die 1. Silbe („buhu“) reduziert sind. Das Nestlocken könnte daher als serienartige Wiederholung dieses Elementes des Gesanges aufgefaßt werden.

Der vom Reviergesang deutlich unterschiedene Fütterungslaut erlaubt nicht, eine direkte Beziehung zum Nestlocken aufzustellen. Im 1. Element des Reviergesanges des ♀ findet sich nur wenig abgeändert der Kontaktlaut. Da ich vom ♂ außer dem Brummen keinen Stimmfütterungslaut kenne und dieser wenig differenzierte Laut kaum nur einer Äußerungskategorie zuzuordnen ist, kann hier kein Quervergleich angebracht werden.

2.4 Vergleiche mit der Stimme des Waldkauzes

Habichts- und Waldkauz leben in den Überlappungsgebieten sympatrisch, ohne zu bastardieren. Es ist zu erwarten, daß die Lautäußerungen als wichtigstes Kommunikationsmittel der Eulen im Evolutionsverlauf durch arttypische Differenzierung zur wirksamen Isolationsschranke wurden (vgl. Wickler 1961). Die systematisch eng benachbarte Stellung der beiden Arten, ihre äußere und stimmliche Ähnlichkeit fordern zum Vergleich heraus.

In Tab. 1 sind die funktionsgleichen Äußerungen von Wald-, Habichts- und Bartkauz gegenübergestellt. Angaben zur Stimme des Waldkauzes unter Verwendung der Arbeiten von Arvola (1959) und Wendland (1963, 1972). Die Angaben für den Bartkauz stammen vorwiegend aus der Nestlingsperiode und sind noch sehr lückenhaft (Höglund & Lansgren 1968, Mikkola & Sulkava 1969, Wahlstedt 1969, 1974).

Im Stimmvergleich zwischen Wald- und Habichtskauz treten besonders die Ähnlichkeiten in Aufbau und Klang bei Kontakt-, Bettel- und Warnlauten hervor. Der Kontaktlaut („kiüi“ Waldkauz, Abb. 8) wird bei beiden Arten sowohl zum „Bettellaut“ des ♀ abgeleitet („kuwitt“ Waldkauz; „kuwäck“ Habichtskauz) als auch in einer aggressiven Form als „Distanzierungslaut“ während der Herbstbalz geäußert („kjiewitt“ Waldkauz; „Bellen“ Habichtskauz), der auch zur schrillen Serie gereiht werden kann („kwitt“-Serie Waldkauz, Abb. 8). Die Warnlaute „ueck“ (Waldkauz, Abb. 5) bzw. „kwäck“ (Habichtskauz) sind für unser Gehör schwer unterscheidbar. Möglicherweise entstand die enge Übereinstimmung des Klanges (kurz, scharf) bloß aus funktionellen Gründen.

Tabelle 1: Die Stimmen von Wald-, Habichts- und Bartkauz

Laut	<i>Strix aluco</i>	<i>S. uralensis</i>	<i>S. nebulosa</i>
Jungenbetteln			
1./4. Woche	SZIH/KSZIK	CHJIT/KI.SZIP	CHIIP/TCHJA
Stimmföhlung leise	MUI, WHU	Brummen	?
Stimmföhlung kräftig	Raunzen	—	?
Reviergesang	3-silbig HULUU.UJU. HULULUUUU	3-silbig BUHUU. BUHULO.BUHU	bis 12-silbig HO.HO.HO fallende Serie
Nestlocken	Kollern- HULULULULU	steigende BU.BU.BU Serie	GO.GO.GO Serie
Fütterungslaut	Gackern HUNG.HUNG	Schnarren TSCHRRRT	stakkato KORR.KORR
Kontaktlaut (Weibchenbetteln)	KIUI, KWITT	KUWATT, KWA	KIAH, CHIIH
Distanzierungslaut	KWITT-Serie	Bellen QUÄ	?
Warnlaut	UETT, WETT	KWACK, CHWA	HOA, HO. VO
Aggressivgesang	Greinen	KORAH, CHROOOH	?
Abwehr am Nest	Brummen	—	?
Schirken, Fauchen, Knappen	bei allen Arten nahezu identisch		

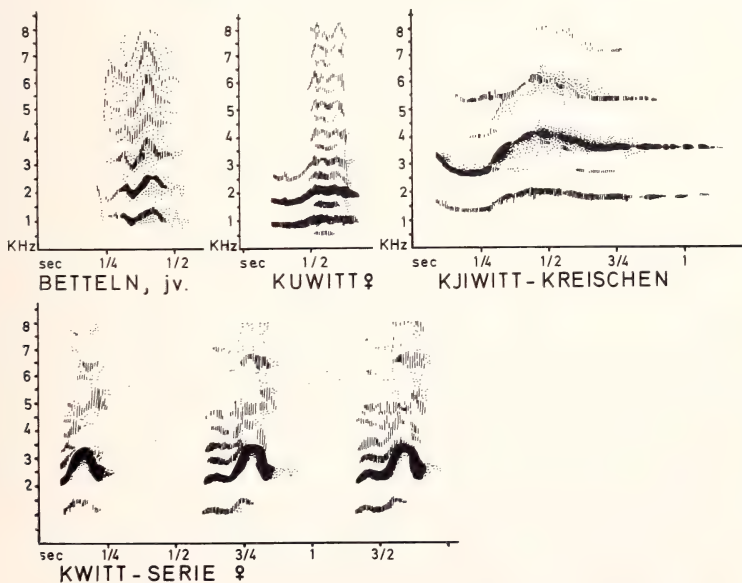


Abb. 8: Waldkauz: Kontakt- und Distanzierungslaute.

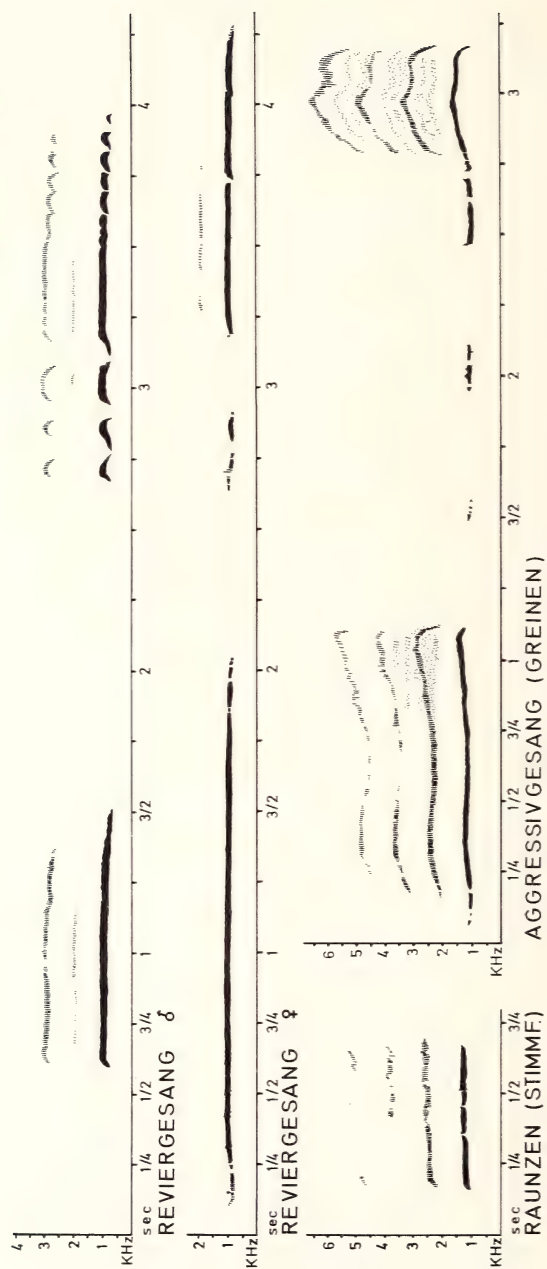


Abb. 9: Waldkauz: Revier- und „Aggressivgesang“.

Der Waldkauz zeigt ferner eine breite Palette halblauter Stimmfühhlungslaute, wie sie dem Habichtskauz in vergleichbarer Differenzierung fehlen: leises „üü“, „müü“ bei Fütterung, Beuteübergabe und Kopulation; weinerliches „miau“ als Abwehrlaut gegen den Partner; schwellendes „guää“ (Raunzen, Abb. 9) bei aggressiver Erregung. Habichtskäuze äußern in gleichen Situationen ein unterschiedlich moduliertes „Brummen“ geringer Amplitude (Abb. 2).

Während die Reviergesänge beider Arten zwar eine vergleichbare Gliederung in Silben und Pausen („Pausenlied“ bei Stadler 1945) zeigen, ähneln sie einander keineswegs im Klangbild. Der Reviergesang des Waldkauzes baut sich aus den drei Silben „huuu.u.u.u“ (langgedehnt), „uju“ (trocken) und „hululululuu.u.u“ (hallender Triller), wobei die 1. und 2. Silbe wie beim Habichtskauz durch eine 1—4 sec lange Pause getrennt sind (Abb. 2, 9). Der Waldkauz übertrifft die größere Art bei weitem an Lautstärke. Die 1. Silbe seines Reviergesanges läßt sich vom einsilbigen gedehnten Stimmfühhlungslaut „guää“ („Raunzen“) ableiten. Beim Habichtskauz tritt hingegen der zweisilbige Kontaktlaut „kuwäck“ hervor, doch demonstriert die Eule nicht selten auch Übergänge zwischen einsilbigem „Brummen“ und Reviergesang.

Zur Nistplatzdemonstration lockt das Waldkauz-♂ mit dem „Kollern“ (U-Triller bei Wendland 1963), das an die 3. Silbe seines Reviergesanges erinnert. Das Habichtskauz-♂ äußert in gleicher Situation eine „buh.buh.buh“-Serie, deren Silben mit Bruchstücken der 1. Silbe im Reviergesang verglichen werden können. Dieses „Nestlocken“ hört man beim Waldkauz auch zu Kopula und Rivalenkampf, während es vom Habichtskauz zusätzlich nur noch bei Beuteübergaben geäußert wird. Die funktionelle Breite des Lautes ist somit deutlich unterschieden.

Alle mir bekannten Eulenarten stimulieren die Nestlinge mit einem trillerartigen Laut zur Futterabnahme. Diese „Fütterungslaute“ klingen

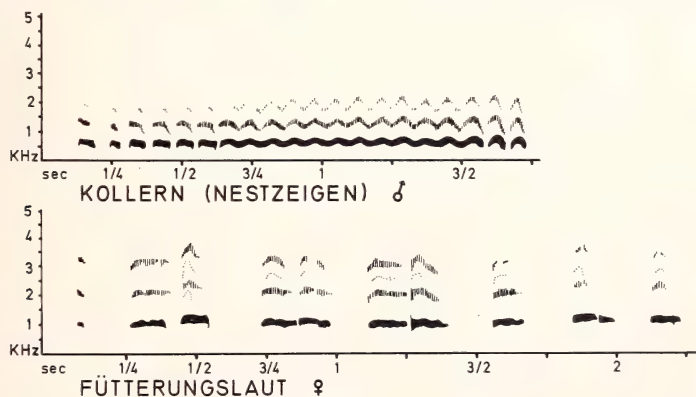


Abb. 10: Waldkauz: Locklaute.

auch bei nicht näher verwandten Formen oft recht ähnlich. Obgleich aber das trocken-abgehackte „hüng.hüng“ (Abb. 10) des Waldkauz-♀ dem stoßweisen Schnurren des Habichtskauz-♀ (Abb. 2) sehr unähnlich ist, „verstehen“ die Jungen der Geschwisterart die artfremden Laute jeweils auf Anhieb!

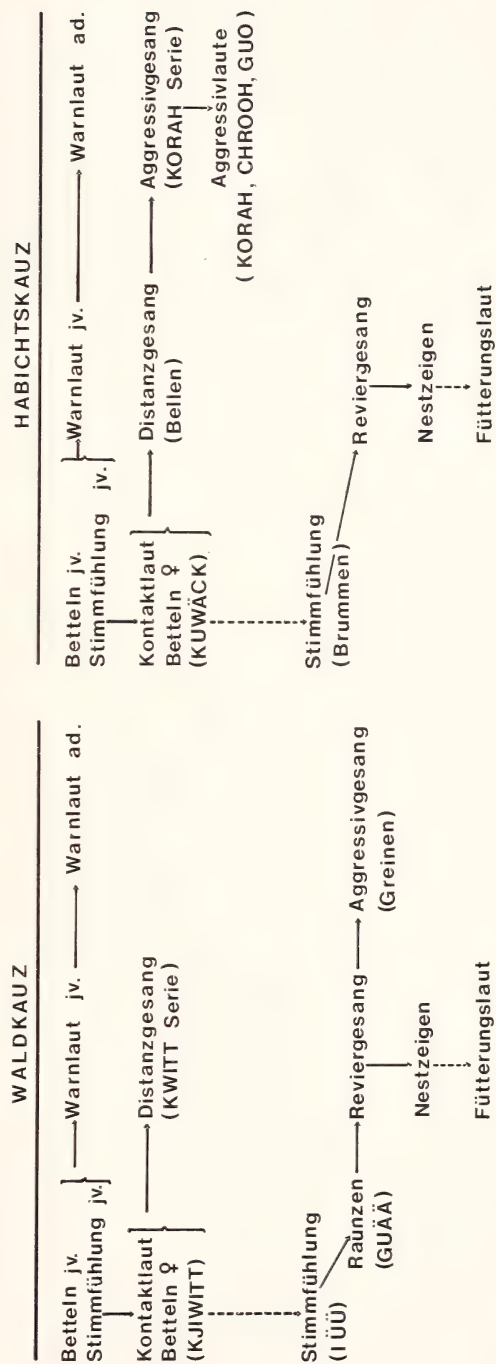
Im Verlauf der territorialen Phase der Herbstbalz äußern beide Käuze eine Reihe aggressiver Laute. Der Waldkauz setzt neben der erwähnten „kwitt“-Serie (Distanzierungslaut) einen krächzend und zwielfend verzerrten Reviergesang ein („Greinen“, Abb. 9), der mit dem Arbeitsbegriff „Aggressivgesang“ versehen sei. Funktionell entsprechen dieser Äußerung die „Aggressivlaute“ „chrooh“, „korah“ und „guo“ des Habichtskauzes.

Unterschiede im Umfang des Stimminventares beschränken sich auf das Spektrum der Stimmfühlungs- und „Aggressivlaute“ beider Arten. ♂ und ♀ verfügen jeweils über einen weitgehend identischen Lautschatz. Die Waldkauz-♀ sind von ihren ♂ akustisch nur an der rauheren Stimmlage unterschieden. Selbst der Kontaktlaut „kuwitt“, der dem ♀ als „Bettellaut“ dient, ist auch vom ♂ zu hören. Habichtskauz-♀ sind hingegen neben der rauheren Klangfarbe ihres Reviergesanges vor allem am Kontakt- und Bettellaut „kuwäck“ zu erkennen, der dem ♂ fehlt.

Die Sonographie ermöglicht beim Versuch der Homologisierung den Vergleich der Stimmen nach dem „Kriterium der speziellen Qualität“ (Wickler 1961, Immelmann 1976). Um aber auch das „Kriterium der Lagebeziehung“ anwenden zu können, erscheint es mir von Vorteil, die Stimminventare beider Arten als Beziehungssysteme von Einzellauten unterschiedlichen Ähnlichkeitsgrades darzustellen (Tab. 2). Der Vergleich zeigt als homoionome Lautpaare beider Eulen: Stimmföhlungs-laut der Jungen — Kontaktlaut des ♀ (Abb. 3, 8; „Kriterium der ontogenetischen Gleichheit“ Spemann & Peter in Wickler 1961); als homologe Paare: Kontaktlaut des ♀ — Aggressiv- bzw. Distanzierungslaut („korah“ Habichtskauz; „kjiwitt“ und „kwitt“ Waldkauz) sowie Stimmföhlung — Reviergesang und Reviergesang — Nestlocken (nach „Kriterien der Qualität und Lage“). Analoge Lautpaare: „Aggressivlaute“ von *Strix uralensis* und „Aggressivgesang“ („Greinen“) von *Strix aluco*. Erstere lassen sich vom Kontaktlaut, letzterer vom Reviergesang herleiten.

Interessant erscheint die Beobachtung, daß Habichtskäuze in der Voliere meist aggressiv auf Waldkauz-Laute reagieren und umgekehrt Waldkäuze (auch freilebende) das Rufen der anderen Art mit Greinen oder gar Angriffen beantworten. Bei einem „Mischpaar“ umbalzten Habichts- und Waldkauz-♂ das Waldkauz-♀ in gleicher Weise. Die Zucht von Hybriden ist noch nicht ausgewertet.

Tabelle 2 : Aufbau des Stimminventars bei Wald- und Habichtskauz



3. DER BALZVERLAUF

Zur Balz sei hier jedes Verhalten gezählt, das dem Anlocken, Beschwichtigen und Begatten eines Partners bzw. der Revierabgrenzung gegen Rivalen dient (vgl. Immelmann 1976), wobei die Motivationen Angriff, Flucht und Sex in wechselndem Verhältnis gleichzeitig auftreten (Tinbergen 1959). Mit Absicht wurde die Definition hier nicht auf die mit der Fortpflanzung unmittelbar in Zusammenhang stehenden Verhaltensweisen und Laute eingeschränkt, da die meisten Signale der „Balz“ ambivalent geäußert werden, d.h. gleichzeitig anlockend (Partner) und abweisend (Rivale). Ihre aktuelle „Funktion“ kann daher häufig erst nachträglich aus dem eingetretenen Effekt abgelesen werden.

3.1 Jahresphänologie der Balz

Die Rufaktivität ist sehr uneinheitlich über das Jahr verteilt, so daß sich einzelne Hauptphasen der Balz abgliedern lassen.

3.1.1 Rufintensität

Ein adult erworbenes Paar, dessen Balz über 6 Jahre registriert wurde, setzte jeweils am 30. 1., 1. 2., 7. 2. ($\emptyset = 4. 2.$) mit Balzrufen ein. Der Balzbeginn liegt in Europa im Februar (Mebs 1974), in Rußland im März (Dementiev & Gladkov 1966). Die Äußerungen sind zunächst auf die Aktivitätsschwerpunkte der Dämmerung beschränkt. Der Höhepunkt ist mit Brutplatzdemonstrationen und Kopulationen ab 19. 2. ($\emptyset = 23. 2.$) bzw. 21. 2. ($\emptyset = 28. 2.$) gegeben und hält bis zum Brutbeginn an ($\emptyset = 30. 3.$). Nach Stadler (1930) liegt der Höhepunkt in Ostpreußen in März–April. Wels (1912) wies auf die geringe Rufaktivität während der Brut hin. Bis zum Schlupf ($\emptyset = 4. 5.$) sind Balzrufe — von einzelnen Kontaktlauten zwischen den Partnern abgesehen — auf die Brutpausen des ♀ und die Nestbesuche des ♂ in der Dämmerung beschränkt. Intensiveres Rufen ist erst wieder mit Ausfliegen der Jungen ($\emptyset = 1. 6.$) zu beobachten und hält im $\emptyset$ bis 20. 8. an, wenn die Jungen allmählich selbständig werden. Die Brutperiode ist somit abgeschlossen, die Altvögel vermausern jetzt den Großteil des Kleingefieders.

Dem Beginn einer neuen Periode gesteigerter Rufaktivität gehen vereinzelte Äußerungen ab 14. 8. voraus, die im $\emptyset$ ab 29. 8. einsetzen. Der Höhepunkt der „Herbstbalz“ ist durch grelle Aggressivlaute gekennzeichnet, wie sie ab 27. 8., 1. 9., 21. 9. zu hören sind und im $\emptyset$ um den 4. 10. ihr Maximum erreichen. Die letzten Äußerungen notierte ich am 23. und 25. 10. Die Winterpause wird nur an Schönwettertagen durch einzelne Rufe unterbrochen.

3.1.2 Einzellaute

Die Darstellung der Phänologie einzelner Laute gibt deutlich die unterschiedlichen Motivationen im Jahresverlauf wieder (Abb. 11). Im folgenden seien für 8 Lautäußerungen die Daten von 15 Jahreszyklen (maximal 6 Paare über 6 Kalenderjahre) angeführt und nach ihrer Funktion gruppiert (Extremwerte für erste und letzte Rufe je Saison).

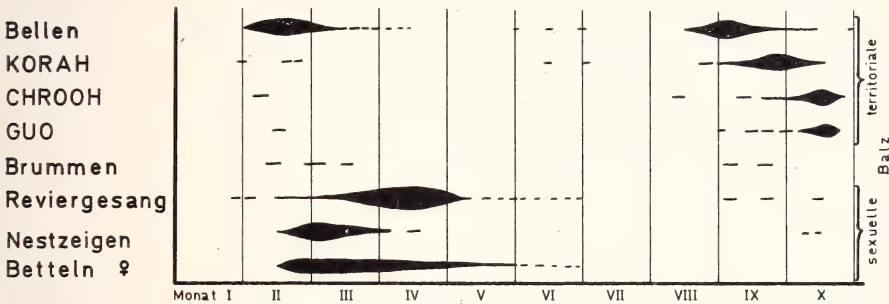


Abb. 11: Jahresphänologie der Laute.

Bellen: schwerpunktmäßig zu Beginn der Frühjahrs- und Herbstbalz. Frühjahr 22. 1. — 28. 3.; Herbst 28. 7. — 25. 10.

„k o r a h“-Schrei: Schwerpunkte an den Höhepunkten der Balzphasen. Frühjahr 22. 1. — 14. 3.; Herbst 22. 7. — 14. 10.

„c h r o o h“-Schrei: hauptsächlich zum Höhepunkt der Herbstbalz. Frühjahr 7. 2. — 22. 2.; Herbst 14. 8. — 25. 10.

„g u o“-Schrei: Verteilung ähnlich „chrooh“-Schrei. Frühling 28. 2. — 3. 3.; Herbst 22. 8. — 23. 10.

Brummen: auf den Beginn der Balzphasen beschränkt. Frühling 22. 1. — 14. 3.; Herbst 5. 9. — 14. 10.

Reviergesang: schwerpunktmäßig zum Gipfel der Frühjahrsbalz (April). Frühling 9. 1. — 11. 5.; Herbst 20. 8. — 12. 10.

Nestlocken: auffällig zum Höhepunkt der Frühjahrsbalz und während der Brutpflege. Frühjahr 19. 2. — 30. 4. (♂).

Kontaktlaut des ♀: typisch während Frühjahrsbalz und gesamter Brutzeit. Frühling 15. 2. — 2. 4.; Herbst 10. 9. — 14. 10.

3.1.3 Die Phasen der Balz

Die Betrachtung der Jahresphänologie und der Rufintensität einzelner Laute zeigt deutlich eine Viergliederung der Rufaktivität, von der 3 Phasen als zur „Balz“ und eine Phase als zur „Brutpflege“ gehörend ausgeschieden werden können.

Die Dreiteilung entspricht in etwa jeweils dem Vorherrschen der Motivationen Angriff-Flucht während der Anpaarung im Winter, Sexualität während der Fortpflanzungsperiode und Angriff zur Reviermarkierung im Herbst. Nach Lautäußerungen und Funktion lassen sich die Phasen im Herbst und Winter am besten als „territoriale Phase“ zusammenfassen und die Frühjahrsbalz als „sexuelle Phase“ abtrennen.

Während der Herbstbalz finden sich massiert Balzhandlungen bzw. Lautäußerungen, die vornehmlich der Reviermarkierung, dem Abdrängen der Jungen und Vertreiben von Rivalen dienen (= 1. territoriale Phase). Diese setzt allmählich etwa Mitte August mit Selbständigwerden der Jungen ein. Ihr Höhepunkt ist Ende September/Anfang Oktober erreicht, wobei die Jungen jetzt stimmlich nicht mehr von den Altvögeln zu unterscheiden sind. Die Laute sind meist grell, kreischend und weittragend.

Die aggressive Stimmung zeigt sich im Sträuben der Bauch- und Rückenfedern, durch Vorspreizen des Schleiers, schlaffes Fächern der Flügel sowie Angriffsflüge gegen Partner und Ersatzobjekte. Typisch sind für diesen Abschnitt laute Wechselgesänge zwischen verschiedenen Paaren und grelle Duettgesänge innerhalb der Paare. Die Rufaktivität reicht auch auf die Tagesstunden. Gegen Mitte Oktober ebbt die Aktivität ab.

Die winterliche Ruhepause scheint nicht vom Wetter „erzwungen“ zu sein, da die Eulen auch an milden Tagen im allgemeinen ruhig bleiben. Die Frühjahrsbalz setzt mit der 2. territorialen Phase punktuell bereits im Januar, voll ab Mitte Februar ein. Wiederum herrschen laute Rufe (Bellen) vor, doch gewinnt der Reviergesang beider Geschlechter gegenüber der 1. territorialen Phase breiteren Raum.

Eine klare Grenze läßt sich zur „sexuellen Phase“ der Frühjahrsbalz nicht ziehen, doch ist sie etwa mit Einsetzen von Kopulationen und Nestinspektionen anzusetzen. Ab Februar treten Kontaktlaut des ♀ und Nestlocken von ♂ und ♀ mit dem Schwerpunkt Mitte März auf. Beim ♂ tritt allmählich der Reviergesang in den Vordergrund. Den Höhepunkt der „sexuellen Phase“ stellen Duettgesänge (Reviergesang, „Betteln“) der Partner und Nstdemonstrationen, wobei die Stimmen meist leise und weich und nur auf geringe Distanz zu hören sind.

3.2 Balz und Aktivität

Der Habichtskauz ist vorwiegend dämmerungs- und nachtaktiv. Zur Brutzeit erstreckt sich die Aktivität über den ganzen Tag. Stadler (1930)

und Kuhk (1942) hörten den Kauz am Tage rufen. Niemöller (1926), Hagen (1952) und Lundin (1961) beschreiben Jagdflüge bei Tag. Die Schwerpunkte der täglichen Aktivität liegen in der Dämmerung an Morgen und Abend, kleinere Maxima dazwischen vor und nach Mitternacht.

Der abendliche Aktivitätsbeginn liegt im Schnitt knapp nach Sonnenuntergang und wird während der Aktivitätshöhepunkte im Jahresverlauf auf die Zeit *v o r* Sonnenuntergang (vgl. Schäfer & Finckenstein 1935) und während der Aktivitätstiefpunkte auf die Zeit *n a c h* Sonnenuntergang verschoben (Abb. 12). Für die Endpunkte der täglichen Aktivitätsphase lassen sich geschlechtsspezifische Unterschiede erkennen. Abb. 12 b zeigt die Abweichungen für den abendlichen Aktivitätsbeginn zwischen ♂ und ♀, die im Jahresverlauf sehr unterschiedlich groß sind. Flüge Jungvögel werden noch vor Sonnenuntergang aktiv, erst mit Selbständigwerden gleichen sie ihren Rhythmus dem der Altvögel an.

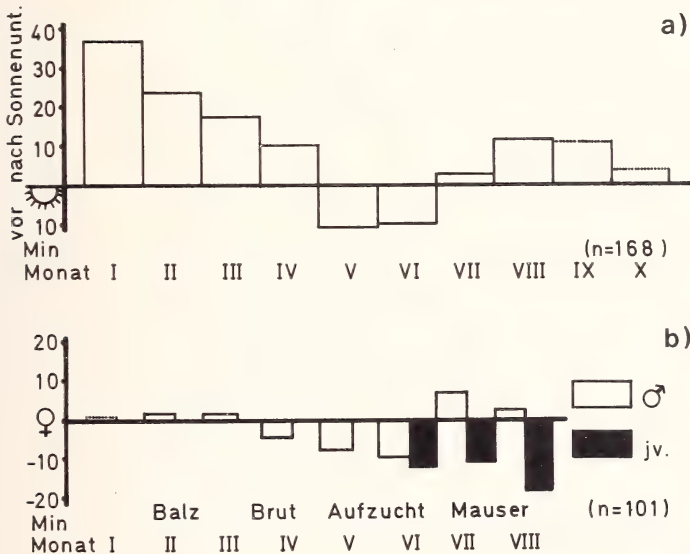


Abb. 12: a) Mittlerer Aktivitätsbeginn am Abend. b) Geschlechtsgebundene Unterschiede im abendlichen Aktivitätsbeginn.

Da die Balzphasen durch allgemein erhöhte Aktivität gekennzeichnet sind, stimmen die Jahresverteilungen der Flug- und Rufaktivität (Abb. 13) weitgehend überein. Die Minima der Flugaktivität liegen in den Wintermonaten und im Hochsommer nach Auflösung der Familie (Abb. 14). Während dieser Phasen ist die Eule auch kaum zu hören. Die Maxima entsprechen der Frühjahrs- und Herbstbalz sowie der Zeit der Jungenbetreuung.

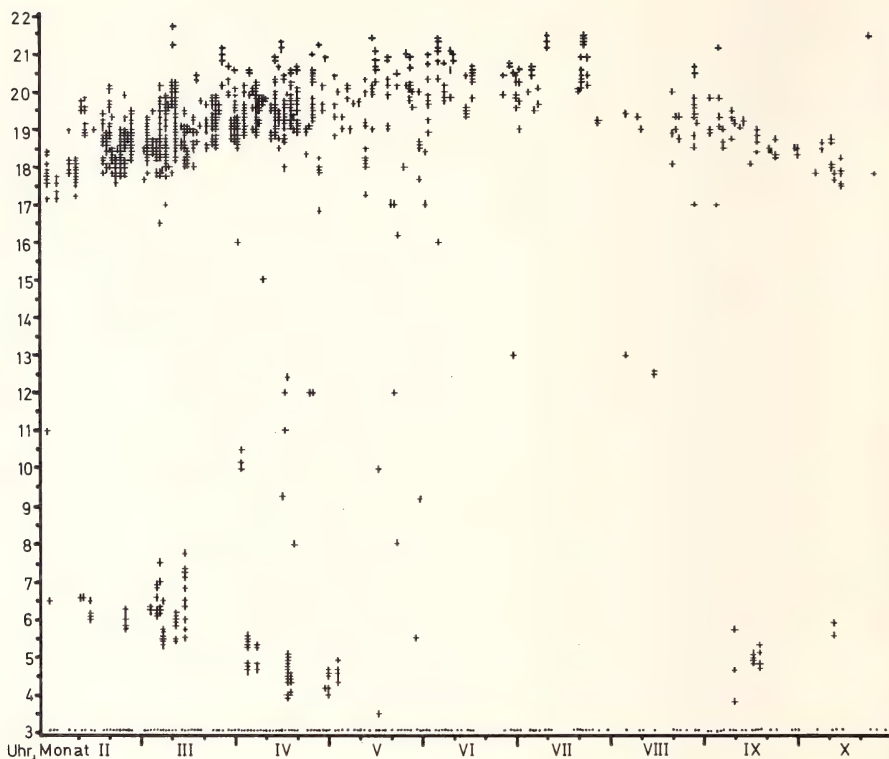


Abb. 13: Jahresphänologie der Rufaktivität. Die Daten sind für 1971–1975 zusammengefaßt, die Beobachtungstage sind durch Punkte an der Basis angegeben.

Die Darstellung der Ruf- und Flugaktivität (Abb. 13, 14) basiert auf den Werten der Aktivitätsgipfel in der Abenddämmerung (Aktivität pro 5 min Intervall). Die Abendwerte stellen für sich repräsentative Proportionen von Dauer und Intensität der täglichen Aktivität dar (Werte eines Paares über 5 Jahre zusammengefaßt). Auf Grund anderer Lichtverhältnisse in Skandinavien liegt das abendliche Maximum dort nach Mitternacht (0^{00} – 0^{30}), ein zweites um Sonnenaufgang (Teiro 1959). Sicher sind die Werte für die Aktivitätsdauer verglichen mit freilebenden Käuzen allgemein etwas niedriger, da der Aufwand der Nahrungsbeschaffung in Gefangenschaft wegfällt.

Die Dauer der abendlichen Aktivitätsphasen ist geschlechtsspezifisch (Abb. 15). Der deutliche Einschnitt bei den ♀-Werten in April – Mai charakterisiert die Brut- und Huderphase, wo die Eule abends die Höhle oft nur für wenige min oder gar nicht verließ. Die Maximalwerte des ♂ liegen in der Aufzuchtperiode. Nach Gelege- oder Jungenverlust und Brutaufgabe beantwortet das ♂ die Anwesenheit des ♀ mit intensivem Nestlocken und leitet nicht selten eine neue Balz ein. Die Aktivitätsgipfel werden dann entsprechend verschoben, in keinem Fall reicht aber so eine „Nachbalz“ über den Mai hinaus. Paare, die weder balzen noch brüten, zeigen keine nennenswerten Schwankungen der Aktivitätsdauer.

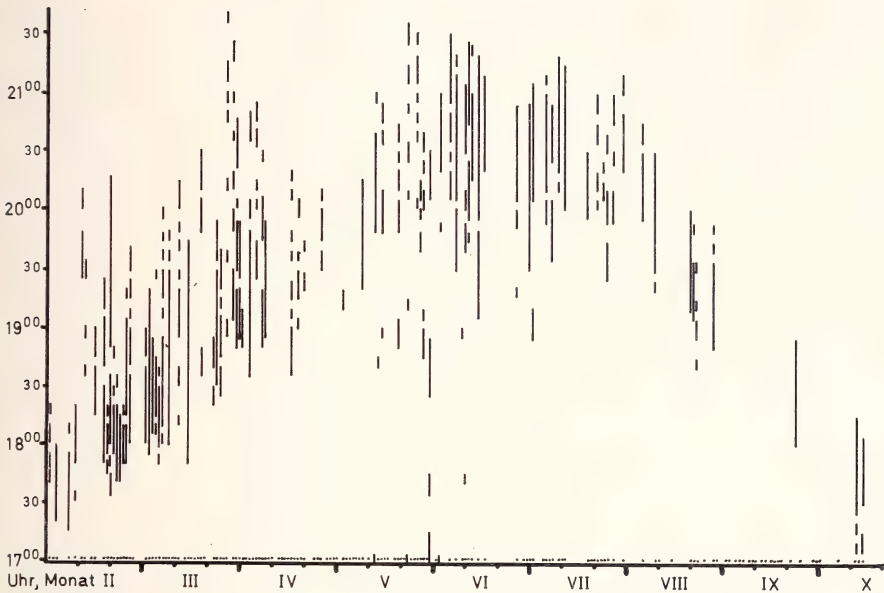


Abb. 14: Jahresphänologie der Flugaktivität. Daten von 1971–1975.

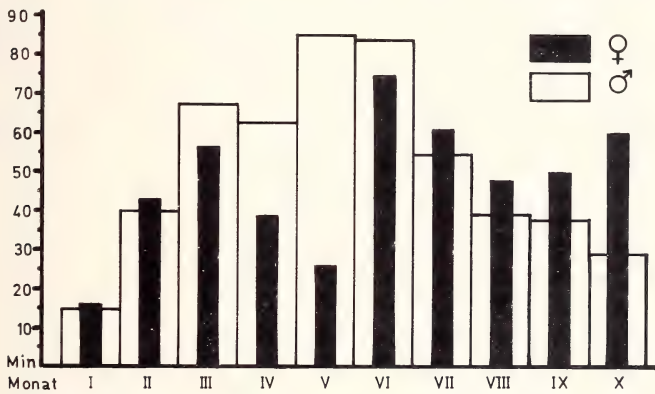


Abb. 15: Mittlere Dauer der abendlichen Aktivität.

Im Vergleich zum Habichtskauz zeigt die Jahresphänologie der Waldkauzbalz ebenfalls deutliche Intensitäts-Maxima in Herbst und Frühjahr und Minima während der Sommer- und Wintermonate, die den Balzverlauf in 3 Phasen gliedern. Unterschiedlich sind Dauer und Ausprägung der winterlichen Cäsur zwischen den beiden territorialen Phasen in Herbst und Winter. *Strix aluco* singt bei entsprechender Witterung nahezu während des ganzen Winters, so daß die Rufaktivität während des Herbstes nahtlos in die Frühjahrsbalz übergehen kann. Die Winterpause

ist in den milden Auwaldgebieten an der Donau z. B. kaum zu registrieren, während sie sich in schneereichen Mittelgebirgen mindestens auf Dezember und Januar erstreckt. In geschlossenen Räumen gehaltene Waldkäuze können im Anschluß an die Herbstbalz direkt zur Fortpflanzung schreiten und in November/Dezember erfolgreich brüten (H. Frey, briefl.)! *Strix aluco* erhält diese Winterpause offensichtlich nur durch die Witterung aufgezwungen, während sie bei *Strix uralensis* in der circadianen Rhythmik fester fixiert zu sein scheint.

4. DIE BALZ

4.1 Innerartliches Aggressionsverhalten während der „territorialen Balzphase“

Als revierbildender Einzeljäger ist der Habichtskauz, vergleichbar mit Waldkauz und Sperlingskauz, gegen Artgenossen äußerst aggressiv (vgl. Lack 1946). In den territorialen Balzphasen wird dies besonders augenfällig. Neben den schon beschriebenen Lautäußerungen setzen die Eulen Drohen, Angriffe und Verfolgungsflüge zur Revierabgrenzung ein. Unter Aggressivlauten und Brummen fixierte ein Paar zur Herbstbalz die Rivalen in der 30 m entfernten Nachbarvoliere, flog zwischen den Rufen erregt umher, nahm mitunter eine Drohstellung ein und schirkte sogar wie beim Zusammenprall. Freigesetzte Jungvögel, die die Voliere anfliegen, veranlaßten ihre Eltern zu heftigen Aggressivlauten und erregten Angriffsflügen gegen das Gitter. Interessanterweise unterscheiden die Habichtskäuze dabei Artgenossen nicht von Waldkäuzen. Umgekehrt attackierten freilebende Waldkäuze die Habichtskäuze in der Voliere mit Greinen, „kwitt“-Reihen und zwielandem Kreischen. Handaufgezogene Käuze attackieren auch den Pfleger mit Balzbeginn.

Während der Anpaarungsphase im Spätwinter sind die aggressiven Handlungen vorwiegend gegen den Partner gerichtet, wobei das ohnehin größere ♀ meist auch aktiver ist. Im einfachsten Fall fixiert ein Kauz den anderen mit gesträubtem Rückengefieder und knappt. Bei höherer Intensität fliegt er den Artgenossen knappend oder mit Reviergesang direkt an, streift ihn mit vorgestreckten Krallen in raschem Vorbeifliegen oder umkreist ihn rüttelnd in engen Spiralen. Der defensive Vogel weicht entweder sofort schirkend aus oder droht mit gesträubtem Bauch- und Rückengefieder, plustert Hals und Kopf und fixiert den Angreifer in flacher Vorlage. Nach wiederholten Verfolgungsflügen läßt der gejagte Kauz die Schwingen schlaff hängen und hechelt mitunter in aufrechter Haltung. Durch Losrennen auf dem Ast, Zerren am Schnabel und Anrempeln vertreibt z. B. eine Eule die andere vom Schlafplatz. Das Verhalten eines Paares unterscheidet sich nicht von dem einander unbe-

kannter oder gleichgeschlechtlicher Tiere. Angriffsflüge treten beim ♀ gehäuft zur Herbstbalz, bei Nestdemonstrationen des ♂ und nach der Kopula auf. Das ♂ greift vor allem nach der Paarung und während der Führungszeit an.

Neben diesem direkt gegen den Artgenossen gerichteten Aggressivverhalten zeigen die Eulen übertrieben heftige Beutebearbeitung und wuchtige Landungen, die von Gefiedersträuben und Knappen begleitet sind und durchaus wie aggressive Handlungen gegen ein Ersatzobjekt wirken. So schwenkten die Eulen im Angriffsflug mitunter knapp vor dem Partner ab, um laut knallend in den Ast neben diesem einzukrallen. Auch griffen sie tote Beute im Sturzflug wiederholt an und walkten sie kräftig, nachdem sie den Partner angesungen oder angedroht hatten. In vielen Fällen war es aber nicht möglich, affektreiche Landungen, Einkrallen und Angriffe auf tote Objekte von Beuteerwerbshandlungen im Spiel und am Ersatzobjekt zu unterscheiden.

4.2 Die sexuelle Balzphase

Die Verhaltensweisen und Laute sind nistplatz- oder partnerbezogen. Hierzu zählen soziale Gefiederpflege, Nestdemonstrationen, Beuteübergaben und Kopulationen.

4.2.1 Sozialverhalten

Die Eule lebt als Einzelgänger, weshalb sich Sozialkontakte auf Partner und Junge beschränken. Verpaarte oder einander gut bekannte Individuen suchen einen gemeinsamen Schlafplatz auf. Der Individualabstand ändert sich im Jahresverlauf deutlich und spiegelt die Balzaktivität wider. So saßen ♂ und ♀ eines alten Paares im Winter in mindestens 1 m Abstand (meist 4 m) auf demselben Ast. Ab Februar rückten sie auf 20–50 cm aneinander heran, während sie zum Höhepunkt der Balz (Ende März/ Anfang April) meist in engem Körperkontakt schliefen. Während der Führungszeit schläft nicht selten die ganze Familie in engem Kontakt. Sind die Jungen etwa 10–12 Wochen alt, weichen sie den Altvögeln und umgekehrt jene den Jungen aus. Die Eltern schlafen dann in geringem Abstand (20–50 cm), von den Jungen getrennt. Nach der Herbstbalz distanzieren sie sich deutlich, wobei manche ♀ besonders aggressiv, manche ♂ auffallend ängstlich sind. Zwei zusammengewöhnte ♂ verhielten sich weitgehend wie ein Paar, selbst ein Waldkauz-Habichtskauz- „Mischpaar“ schlief in engem Kontakt. Hingegen halten einander fremde Individuen einen Mindestabstand von 1,5–2,0 m.

Aktive Kontakte suchen die Eulen vor allem bei der sozialen Gefiederpflege. Dabei schmiegen sie sich aneinander (parallel oder gegenseitig, oder Gesicht gegen Gesicht stehend) und kraulen mit dem Schnabel Schleierrand, Augen- und Ohrregion, seltener Stirne, Nacken, Schulter, Kehle, Hals, Brust und Schwanz des Partners. In wenigen Fällen hielt die aktive Eule gleichzeitig das Brustgefieder des Partners mit einem Bein fest. Das Schnäbeln kann man als Kraulen der Schnabelregion werten.

Gegenseitiges Kraulen dauert bis zu 10 min, wobei sowohl ♂ als auch ♀ beginnen können. Das Kraulen eines Partners wird vom zweiten passiv geduldet oder durch Kraulen beantwortet. In vielen Fällen ging das Verhalten aus der eigenen Gefiederpflege in engem Kontakt sitzender Vögel hervor. Während des Kraulens sträuben die Eulen mitunter Rücken- und Bauchgefieder wie bei der Beutebearbeitung oder bei innerartlicher Aggression. Beißt ein Kauz zu kräftig, schirkt der zweite abwehrend oder flieht.

Die hohe Aggression muß während der „sexuellen Phase“ abgebaut werden, um die Paarung zu ermöglichen. Der Individualabstand der Partner und die Handlungen sozialer Gefiederpflege zeigen in der Kontakthäufigkeit gleiche Jahresphänologien wie die aggressiven Äußerungen. Hier drängt sich die Vermutung auf, daß soziale Kontakte beschwichtigen und die innerartliche Aggression vom Partner abhalten helfen.

Solche Konflikte äußerten sich z. B. auch in rascher Folge sozialer Kontakte auf aggressive Handlungen gegenüber dem Partner. Nachdem ein ♀ sein ♂ heftig attackiert, verfolgt oder ihm gar ein Federbüschel ausgerissen hatte, streckte es sich sogleich zum Kraulen vor. Umgekehrt kann auf intensives Kraulen abrupt heftiges Zubeißen, In-den-Ast-Krallen oder Angriff folgen. Der defensive Vogel streckt sich mitunter plötzlich dem Angreifer entgegen und krault ihn im Gesicht — offensichtlich beschwichtigend.

4.2.2 Nstdemonstration

Bereits während der Herbstbalz, sporadisch im Winter, regelmäßig erst mit Beginn der Frühjahrsbalz inspizieren die Altvögel die Nisthöhlen. Wiederholt schlüpfen sie ein und aus und deponieren auch Beute. Um das Beuteverstecken von Nestinspektionen der Balz besser trennen zu können, rechne ich nur Einflüge mit Nestbauhandlungen oder Nestlocklauten.

Zum Muldenscharren fliegen ♂ wie ♀ frühestens ab 31. 1. stumm an die Höhle. Während ein Kauz einschlüpft, starrt ihm der zweite erregt nach. Während der Anpaarungsphase vermeiden die Käuze ein Zusammenreffen in der Höhle. Nur bei einem langjährig erfolgreich brütenden Paar führten ♂ und ♀ die Inspektionen gemeinsam aus. Für 5 Perioden

setzten Nestbauhandlungen mit Scharren, Nagen und Hudern durchschnittlich um den 20. 2. voll ein. Die hohl klingenden Nestlocklaute bringt das ♂ im Schnitt erst ab 27. 2. ($n = 7$ Perioden), das ♀ stimmt ab 2. 3. ein. Stehen mehrere Brutmöglichkeiten zur Verfügung, werden sie wechselweise aufgesucht und „getestet“. Das Muldenscharren hält während der gesamten Balz bis zur Eiablage an. In einem Fall schüttete das ♂ das Gelege durch fort dauernden Nestbau zu. Während der Jungenaufzucht erweitert das ♀ die Höhle gelegentlich durch Nagen. Später tritt Scharren und Mulden nur nach Brutverlust oder -aufgabe wieder auf.

Mit fortschreitender Balz wird der Nest- und Partnerbezug der Nistplatzdemonstration immer deutlicher. Folgende Phasen konnten beim ♂ beobachtet werden:

- ♂ fliegt Schlupfloch an, schaut rufend hinein;
- ♂ scharrt und nagt am Höhlengrund, kommt ans Flugloch, schüttelt Holzspäne aus und lockt;
- ♂ lockt in der Nistmulde (mit und ohne Beute);
- ♂ fixiert ♀ während des Rufens, im Flugloch oder oberhalb der Höhle;
- ♂ lockt auf einem Ast, sobald sich das ♀ der Höhle nähert;
- ♂ lockt auf einem Ast neben dem ♀ sitzend.

Das ♀ äußerte die Lockrufe in oder vor der Höhle, mitunter im Duett mit dem ♂.

4.2.3 Beuteübergabe

Vom Einsetzen des Nestlockens bis zum Ende der Nestlingszeit wird das ♀ vom ♂ mit Beute versorgt. In der Voliere fällt die Abhängigkeit des ♀ durch das reiche Futterangebot weg, weshalb keine Rückschlüsse auf seine Jagdbeteiligung während der Brutzeit gezogen werden können.

Als indirekte Beuteübergabe kann das Deponieren von Beutestücken am prospektiven Brutplatz während der Nistplatzdemonstration angesehen werden. Zur direkten Übergabe meldet sich das ♂ mit kurzen, weichen Strophen des Reviergesanges oder mit Nestlocken an. Es bietet dem „bettelnden“ ♀ die Beute mit gehobenem und vorgestrecktem Kopf im Schnabel an. Das ♀ übernimmt ebenfalls mit dem Schnabel. Nimmt es nicht ab, so wird es gelegentlich vom Partner verfolgt, der die Beute jeweils durch Hochheben präsentiert und diese letztlich gegen Flanke, Kopf oder Schnabel des ♀ „bohrt“. Nachdem ein ♂ innerhalb von 20 min dem ♀ 11 x gefolgt war, ließ es beide Flügel erschöpft hängen und legte die Beute ins Depot. Umgekehrt kann das ♀ den Partner unter monotonem Betteln lange verfolgen, wobei es manchmal sogar eine leicht drohende Haltung zeigt und das ♂ auch kräftig am Schnabel zerrt. In einigen Fällen folgte auf die Übergabe gegenseitiges Kraulen, meist halten die Partner aber Distanz.

Ich registrierte auch Übergaben des ♀ an das ♂, ja sogar wiederholtes, wechselweises Übergeben einer Beute in kurzem Abstand. Eine Ratte wurde bis zu 6 x kurz nacheinander zwischen den Vögeln hin und her ge-

reicht. Die Beuteübergaben erfolgen nach Nistplatzlocken oder Kopula, auf Betteln von ♀ oder Jungen; darüberhinaus fliegt das ♂ den Brutplatz von sich aus mit Beute an. Während Brut und Aufzucht finden die Übergaben sowohl außer- wie innerhalb der Bruthöhle statt.

4.2.4 Kopulation

In allen beobachteten Fällen fand die Begattung außerhalb der Höhle auf einem Ast statt. Sie wird meist durch den Duettgesang der Partner eingeleitet (♀ Reviergesang oder „Betteln“, ♂ Reviergesang oder Nestlocken). Der Gesang des ♂ ist leise, weich und verhalten. Mit kürzer werdenden Intervallen werden letztlich nur noch die 1. Silben jeder Strophe aneinandergereiht. Der Wechselgesang ist meist kurz und dauert im längsten Fall über 1 min. Noch bei den letzten Rufen springt das ♂ ab und fliegt das ♀ direkt an, wobei es sich während der Landung auf dessen Rücken um 180° dreht. Unter heftigem Flattern erfolgt der Kloakenkontakt im schrägen Seitenhang. Gleichzeitig ist ein schrilles Zwitschern zu hören (vgl. S. 16). Nach der Paarung verharret das ♂ kurz, bringt 1–2 Strophen des Reviergesanges und fliegt ab. In einigen Fällen nahm es nun eine Haltung mit schlaff hängenden Schwingen ein.

Das ♀ beugt sich noch vor dem Anfliegen des ♂ horizontal vor, senkt den Kopf und hebt etwas den Stoß, manchmal krümmt es während des

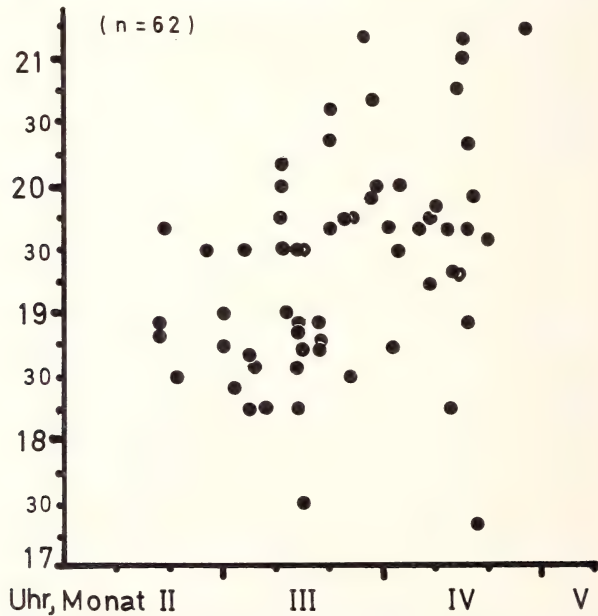


Abb. 16: Zeitpunkt der Kopulationen. Paarungen sind meist knapp nach dem abendlichen Aktivitätsbeginn zu beobachten.

Aktes den Kopf zu dem des σ hoch. Nach erfolgter Kopula bleibt es noch 1—60 sec (max. 20 min) in unveränderter Stellung, auf die Komforthandlungen folgen. Der gesamte Ablauf geht rasch und — bis auf das schirrende Zwitschern — auch relativ leise vor sich. Der Akt dauert von Anfliegen bis Abfliegen des σ kaum länger als 3—5 sec.

Während einer Aktivitätsphase am Abend registrierte ich meist 1—2 Begattungen, selten 3, die in Intervallen von 2—116 min folgten ($\bar{x}$ = 41 min, n = 17). Ihr Zeitpunkt liegt meist knapp nach dem Aktivitätsbeginn (Abb. 16).

In geraffter Form seien hier zum Vergleich Balz und Balzverlauf beim Waldkauz dargestellt. Aggressive Reaktionen auf fremde Artgenossen treten ganzjährig auf. Die Jungen kommen zwischen Juli und August in den Stimmwechsel und werden während der Herbstbalz aus dem elterlichen Revier abgedrängt (Jokisch & Borchardt 1968). Die territoriale Phase ist durch die Lautäußerungen „kiwitt“-Serie, Reviergesang, „Greinen“ und „Kollern“ charakterisiert. Es kann zu tätlichen Rivalenkämpfen kommen. Selbst Partner zeigen zu dieser Jahreszeit nur losen Sozialkontakt und meiden Berührungen (Southern 1970).

Die Paarbildung erfolgt bereits im Herbst (Wendland 1963). Die sexuelle Phase der Balz gliedert sich in Nestlocken (Kollern), Beuteübergaben und Kopulationen. Neben dem Reviergesang verfügt das σ über einen demonstrativen Flügelschlag, wenn nicht sogar Flügelschlagen (Geroudet 1947). Wendland (1963) beschreibt einen Höhenflug, der möglicherweise mit der Balz in Zusammenhang steht. Die Partner singen duett-artig; σ : Reviergesang, Aggressivgesang (Greinen), Kollern, Raunzen; φ : Kontakt- und Bettellaut, Stimmföhlung, Kollern, Greinen. Zur Kopula äußern die Käuze vorwiegend zwielend, kreischend fauchende Laute (Schirken, Greinen, Raunzen, Kollern; vgl. Hosking & Newberry 1945). Die lautstarke Balz dauert bis zur Eiablage an (Wendland 1963).

Im Artvergleich treten nur geringfügige Unterschiede in Erscheinung. Die Handlungsabläufe bei Kopulation, Beuteübergabe und Nestzeigen sind bei beiden Arten weitgehend gleich. Der Waldkauz übertrifft während der Paarungseinleitung die unauffällige „Intimbals“ des Habichtskauzes bei weitem an Lautstärke. In dieser Situation äußern die Waldkäuze zahlreiche Aggressivlaute, während beim Habichtskauz nur wenige Strophen σ Reviergesang (σ) und Kontaktlaut (φ) vorgetragen werden. Das Habichtskauz- φ äußert den Reviergesang regelmäßig bei inner- und zwischenartlichen Auseinandersetzungen, selten zur Balz, hingegen ist der Reviergesang des Waldkauz- φ nur ausnahmsweise und dann ebenfalls bei Rivalenkämpfen zu hören.

Akustische Nistplatzdemonstrationen sind von allen heimischen Eulenarten bekannt. Während die σ von Uhu, Schnee-Eule und Sperlingskauz den Fütterungslaut gleichzeitig als Nestlocklaut einsetzen, äußert der Steinkauz ein davon abweichendes „Zicken“, der Rauhfußkauz einen „rollernden“ (vgl. König 1968), die Zwergohreule den „monotonen“

Reviergesang (vgl. Koenig 1973). Der Waldkauz bringt in vergleichbarer Situation das „Kollern“, das auch die Begattung einleitet (vgl. Wendland 1970). Im Vergleich zu diesen Arten verfügt der Habichtskauz über einen spezifischen Lockruf bei der Nistplatzdemonstration.

5. BRUT UND BRUTPFLEGE

Der Habichtskauz erlangt noch vor Vollendung des 1. Lebensjahres die Brutreife. Vermutlich ist er aber schon zur 1. Herbstbalz (6. Lebensmonat) geschlechtsreif. In Gefangenschaft brüteten im 1. Lebensjahr ein handaufgezogenes Paar und 4 Paare aus der „Naturbrut“ erstmals erfolgreich. Ein 6. Paar brachte die Jungen zum Schlupf, zog sie aber nicht groß, ein 7. Paar bebrütete unbefruchtete Eier. Im Freiland wies Lagerström (1969) das Brüten eines 11 Monate alten ♀ nach.

Die Art lebt in Einehe, vermutlich Dauerehe (vgl. Lundberg 1977). In Gefangenschaft kann Polygamie durch Gruppenhaltung erzielt werden. So brüteten 1976 im Tierpark Berlin 2 ♀ mit 1 ♂ erfolgreich (D. Minnemann, briefl.). Heinroth (1934) hielt 1 ♀ mit 2 ♂, die beide das ♀ zur Brut versorgten. Bei langjährig verpaarten Tieren sind die Zunahme sozialer Kontakte, die Abnahme aggressiver Handlungen, die Steigerung und Stabilisierung der Bebrütungsintensität und der Aufzuchtrate von Jahr zu Jahr auffällig.

5.1 Eiablage

Da sich die Eulen während der Lege- und Brutperiode als sehr störungsempfindlich erwiesen, mußte auf genaue Kontrollen in der Bruthöhle verzichtet werden, weshalb für Ablage und Brutdauer teilweise nur Näherungswerte erhalten wurden. Vor Legebeginn häufen sich die Nestbesuche. Das ♀ liegt für mehrere Stunden in der Nistmulde, scharrt und nagt gelegentlich. 4–5 Tage vor dem 1. Ei bleibt es oft ganztägig in der Höhle. Weiters ist die bevorstehende Ablage an auffällig gesteigerter Wasseraufnahme, Anschwellen des Bauches bzw. schwerfälligem Flug ersichtlich.

Von 11 Erstgelegen fiel der Legebeginn frühestens auf den 6. 3., der späteste auf den 20. 4. (Mittel = 31.3.). Merkwürdigerweise stammen beide Extremwerte jeweils von Erstbruten einjähriger Vögel. Die Daten seien kurz mit Volierenbruten aus Tiergärten verglichen: Legebeginn in Nürnberg 13. 3., 1. und 3. 4. (Seitz 1966, Ceska 1974); Tierpark Berlin 23., 24. 4. (D. Minnemann, briefl.); Zoo Berlin 13. 3. (Heinroth 1934).

Dreimal erfolgte ein Nachgelege nach Brutaufgabe mit Legebeginn am 26. 3., 4. und 12. 5. Die Intervalle zur Erstablage betrugen 12, 26 und ca. 60 Tage, die zur Brutaufgabe 7, 19 und ca. 31 Tage (26 Tage nach Ab-

schluß des Erstgeleges bei Heinroth 1934, etwa 1 Monat auf den Verlust des Geleges bei Hagen 1968).

In der Regel dürfte das Legeintervall 2–3 Tage dauern (Mittel = 2,6 Tage, $n = 7$ Intervalle). 1977 fanden sich das 1. Ei am 14. 3., das 2. am 17., das 3. am 20. in der Höhle. Infolge einer Störung durch einen Fuchs verlegte das ♀ das 4. Ei auf den Volierenboden (um den 23. 3.) und legte das 5. Ei etwa am 25., das 6. Ei am 28. 3. in die Höhle. Im Schrifttum werden 2 Tage bei Christoleit (1928) und Seitz (1966), 3 Tage bei Hagen (1952), 3–5 Tage bei Niethammer (1938) als Intervalle angegeben.

Insgesamt legten die Eulen in den Volieren von 1970–1977 58 Eier, wobei in Erstgelegen einmal ein Ei, fünfmal zwei, sechsmal drei, dreimal vier, je einmal fünf und sechs Eier; in Ersatzgelegen je einmal zwei und vier Eier vorkamen (Mittel = 3,2 Eier/Erstgelege; Eimaße ($n = 6$): Mittel = $42,8 \times 51,5$ mm; min = $41,5 \times 50,6$ mm bzw. $42,5 \times 50,1$ mm; max = $43,9 \times 52,5$ mm bzw. $42,1 \times 53,9$ mm). Die Legeleistung hängt nicht nur von der Futterversorgung, sondern auch vom Grad der Eingewöhnung und der Störungen durch benachbarte Rivalen ab.

Paar Nr. 2, das in einer Voliere 30 m von Paar Nr. 1 untergebracht war, balzte nur verhalten, solange das 1. Paar sang, und folgte deshalb mit dem Legebeginn dem Paar 1 um 5–10 Tage nach. Das ♀ legte meist nur 1–2 Eier, brütete sehr unruhig und gab die Brut wiederholt auf. Paar 2 zog in 3 Jahren nur 1 Junges groß, Paar 1 im selben Zeitraum 9! Beobachtungen über ganzjähriges aggressives Verhalten zum Nachbarpaar machten wahrscheinlich, daß die Eulen unter Streß litten. 1977 brütete Paar 2 nach einer Isolierung normal und erfolgreich!

Wie der Habichtskauz erreicht auch der Waldkauz die Brutreife vor dem 1. Lebensjahr (vgl. Linkola & Myllimäki 1969). Beide Arten leben normalerweise in Ein- und Dauerehe, doch wurden Fälle von Polygynie bekannt (z. B. Scherzinger 1968). Während in Mitteleuropa die Eiablage des Waldkauzes durchschnittlich Anfang bis Mitte März erfolgt (Mebis 1974; Habichtskauz Anfang März — St. Danko, briefl.), setzt sie in Skandinavien erst Anfang April ein (Aberg 1974; Habichtskauz Mitte April — Linkola & Myllimäki 1969, Hagen 1952). In Mittel- und Osteuropa betragen die Gelegegrößen des Waldkauzes 3–4 Eier, die des Habichtskauzes 2–3 Eier (Henrici 1928, St. Danko, briefl.). In Nordeuropa erhöht die kleinere Art die Anzahl auf bis zu 9 Eier (Linkola & Myllimäki 1969; Habichtskauz maximal 6 Eier — Niethammer 1938). Somit brütet der Habichtskauz im mitteleuropäischen Überlappungsgebiet etwa gleichzeitig, im nordeuropäischen durchschnittlich später und mit kleinerem Gelege als der Waldkauz.

5.2 Brut

Während der Legezeit schwankt die Festigkeit der Bindung des ♀ ans Gelege stark. Einige ♀ schlüpfen lediglich zur Eiablage in die Höhle, andere verweilen täglich für viele Stunden darin. Bei einem Nachgelege blieb ein ♀ erst ab dem 4. Ei auf dem Gelege. Da gut eingewöhnte und bruterfahrene ♀ schon vor Legebeginn in der Höhle bleiben und die Eier auch während der Legeperiode bedecken, dürfte dieses Verhalten arttypisch und die Abweichungen störungsbedingt sein. Der Bebrütungsbeginn wird im Schrifttum mit Ablage des 1. Eies bei Mebs (1974), Wels (1812), Hagen (1952), St. Danko (briefl.); mit dem 3. Ei bei Heinroth (1934) festgesetzt.

Es gelang mir bisher nur in einem Fall, den tatsächlichen Brutbeginn festzustellen. Ansonsten kann die erste Abgabe der Brutlosung als Hinweis für das Einsetzen der Brut gelten. Da die Brutdauer nur ungefähr bekannt ist, bleibt auch eine Rückdatierung nach dem Schlupftermin nur bedingt verwendbar. Hagen (1952), Harrison (1975) und Mebs (1974) geben zwar 27–29 Tage, Hortling (1929) und Christoleit (1928) 28 Tage an, was im Rahmen der Daten verwandter Arten liegt, doch sind die Werte zu niedrig gegriffen.

Im Nürnberger Tiergarten erfolgte der Schlupf 35 Tage nach Legebeginn (Seitz 1966). Bei 6 Bruten meiner Käuze betrug das Intervall zwischen Ablage des 1. Eies und Schlupf des 1. Jungen 35–42 Tage ($\bar{x}$ = 38,6 Tage). Diese hohen Werte lassen annehmen, daß das ♀ das Gelege anfangs nur bedeckt, ohne es zu wärmen (vgl. Heinroth 1934). 1973 entnahm ich das Gelege 27 Tage nach dem geschätzten Brutbeginn. Bei weiterer Bebrütung im Brutschrank (36,7°C, 80 % Luftfeuchtigkeit) schlüpften die Jungen erst am 35. Tag. Aus dem kleinen Schlupfintervall ($\bar{x}$ = 0,25 Tage, n = 6 Junge) muß auf einen Bebrütungsbeginn nach Vollendung des Geleges geschlossen werden.

1977 entnahm ich 2 unbebrütete Eier und ließ sie von einem Waldkauz erbrüten. Am 29. Tag waren sie angepickt, zwischen 30. und 31. Tag schlüpften beide Jungen. Vom selben Gelege legte ich 3 ebenfalls unbebrütete Eier dem Habichtskauz-♀ unter, wo die Jungen nach genau 35 Tagen schlüpften! Somit konnte demonstriert werden, daß so nahe verwandte Arten unterschiedliche Bruttemperaturen erzeugen!

Nur das ♀ brütet. Es liegt mit gesenktem Kopf, geschlossenen Augen und geplustertem Gefieder über dem Gelege. Der Stoß wird senkrecht an die Höhlenwand gelehnt (vgl. Christoleit 1928). Die Eule ändert öfter die Körperrichtung ohne Bezug zum Flugloch. Sie brütet in der Regel sehr fest (Wels 1912, St. Danko, briefl.) und läßt sich auf offenen Greifvogelhorsten sogar einschneien (Lundberg 1974). Während der Brutzeit registrierte ich 0–1 Pause pro Abend, meist fiel je eine auf die Morgen- und

Abenddämmerung. Mit fortschreitender Bebrütung sinkt die Dauer der Pausen rasch ab. In der 1. Woche blieb das ♀ bis zu 40 min, später nur 5–10 min außerhalb der Höhle.

In den Brutpausen führt das ♀ hastige Putzbewegungen, Kratzen, Schütteln und Trinken aus. Nach mehreren Rundflügen löst es sich in der nistplatz-fernten Ecke, indem es den Schwanz hochklappt, den Körper unter „Schwanzkurbeln“ zurücksenkt und eine große Menge flüssigen Kotes ausspritzt. Ist die Abgabe der „Brutlosung“ durch Verhärtung des Kotes erschwert, preßt der Vogel mit sichtbarer Anstrengung unter Knappen nach mehreren Astwechseln, zwischen denen Wasser aufgenommen wird. Merkwürdigerweise gibt während der Brut- und Nestlingszeit gelegentlich auch das ♂ auffallend große Mengen flüssigen Kotes ab, obwohl es nicht wie das ♀ gezwungen ist, die Exkremente 10–15 Stunden lang zu speichern!

Während dieser Pausen schlüpft das ♂ mitunter in die Höhle. Ob es dort das Gelege tatsächlich bedeckt oder nur inspiziert, konnte ich nicht feststellen. Seine Aufenthalte in der Höhle waren mit $\varnothing$ 2 min wohl zu kurz, um von einer Brutbeteiligung sprechen zu können (vgl. Hortling 1929). Die Extreme schwankten bei 9 Werten zwischen 0,5 und 4,0 min, nur einmal dauerte der Nestbesuch 31 min. Unter Einbeziehung dieses Wertes erhöht sich das Mittel auf 5,3 min. Vermutlich dienen die Nestbesuche des ♂ einer Vermeidung von Frostschäden durch Abdecken des Geleges, wie es Mebs (1974) und Robitsch (in Heinroth 1934) beschreiben.

Einige Hinweise über Brut und Schlupf ergab die künstliche Aufzucht. Bei einer Bruttemperatur von 37,5–37,9°C starben nach anfangs guter Entwicklung jeweils 2 Eier nach 2 Wochen bzw. 4 Eier nach 3 1/2 Wochen Bebrütung ab. Nach Reduktion der Temperatur auf 36,5–36,7°C (Luftfeuchtigkeit in allen Fällen 80 %, Wenden der Eier 3x täglich) schlüpften die Jungen aus einem Zweiergelege mit gutem Erfolg.

Im Brutapparat erbrütete Junge strampelten bereits 5 Tage vor dem Schlupf heftig und schirkten beim Schütteln des Eies. 3 Tage vor der Geburt zeigte sich die erste Delle in der Schale, einen Tag vor dem Schlupf hörte ich bereits Bettelrufe.

In den meisten Fällen zerknabbert das ♀ die Eischalen und rollt die faulen bzw. lauten Eier aus der Brutmulde. Auch bei wiederholtem Zurückrollen dieser tauben Eier fanden sie sich bei späteren Nestkontrollen wieder am Muldenrand. Ein Hinaustragen von Eiern, Schalen, Gewöllen oder Kot wurde nicht beobachtet.

Der Schlupf der Jungen ist an der Änderung des Tagesrastplatzes des ♂ erkennbar. Schlieft es bisher im gedeckten Einstand, so wählt es jetzt ei-

nen exponierten „Wachposten“, von dem aus es mit dem ♀ Stimmkontakt hält.

Auch das Waldkauz-♀ sitzt schon einige Tage vor Legebeginn zeitweise im Nest (Stülcken 1961). Es brütet ab 1., seltener 2. oder 3. Ei (Southern 1970, Ritter et al. 1973, Stülcken 1961). Bei beiden Arten brütet nur das ♀. Daß die Brutdauer beim Habichtskauz trotz gleicher Bebrütungsintensität, relativ kleinerer Gelege und zusätzlicher Betreuung durch das ♂ durchschnittlich 35 Tage, beim Waldkauz aber nur 29 Tage (z. B. Siegenthaler 1956, Heinroth 1922, Southern 1970) ausmacht, dürfte auf arttypische Unterschiede der Bruttemperaturen zurückzuführen sein.

5.3 Brutpflege

Die Intensität des Huderns entspricht während der 1. Nestlingswoche weitgehend der der Bebrütung. Das ♀ verläßt die Bruthöhle bloß ein- bis zweimal pro Tag, um zu fressen, zu trinken und sich zu lösen. Bei künstlicher Aufzucht wurde die Temperatur nach den Reaktionen der Nestlinge geregelt. Sie betrug am 1. Lebenstag 35,7–37,0°C, am 2. 34,0–35,5°C, am 3. 33,0–35°C, am 4. 31,0–32,5°C. Am 8. Tag wurde sie auf 30°, am 11. auf 28°, am 15. auf 23–26° gesenkt. Ab dem 24. Tag kamen die Eulen ohne Wärmung aus.

Ein unfreiwilliges Experiment zeigt die Robustheit der Nestlinge und ihre Wärmeabhängigkeit vom Altvogel. Bei der Aufzucht fiel am 9. Lebenstag die Wärmelampe aus. Nach 3–4 Stunden war die Außentemperatur auf + 13°C gesunken. Die Jungeuln lagen in wächserner Starre zusammengekauert, atmeten schwach und in großen Intervallen. Ab und zu schirkten sie matt. Nach langsamer Erwärmung im Brutschrank atmeten sie nach 40 min wieder rascher und zitterten am ganzen Körper heftig. Nach 2 1/2 Stunden versuchten die Eulen bereits zu fressen, würgten die Bissen jedoch wieder aus. Nach insgesamt 5 1/2 Stunden saßen sie aufrecht und fraßen normal.

Bei Naturbruten in der Höhle konnte nicht kontrolliert werden, wann das ♀ über den Jungen saß. Ein 11 Tage altes Junges, das in einer halboffenen Obstkiste zur Welt kam, lag bereits langfristig vor dem Brustgefieder des ♀. Bei Freilandbruten wurde das Junge bis zum 10. Lebenstag vom ♀ fest bedeckt (Holmberg 1974, Wels 1912). Mit Schlüpfen der Jungen intensivierten das ♂ Nestinspektionen und Beuteübergaben. Es blieb bis zu 1 Stunde lang bei ♀ und Jungen in der Höhle. Das ♀ wehrte in keinem Fall den Partner ab.

Ab der 2. Nestlingswoche verlängern sich die Huderpausen deutlich. In 2 Fällen flog das ♀ ganz durchnäßt nach dem Bad in die Höhle ein! In der 3. Woche blieb der Altvogel meist nur noch stundenweise über den Jungen. Nach Holmberg (1974) und Teiro (1959) beteiligt sich das ♀ nun

an der Jagd. Ab dem 25. Tag flog das ♀ nur noch zur Fütterung ein. Nach St. Danko (briefl.) sind die ♀ freilebender Eulen ab der 4. Woche nur noch nachts am Horst zu treffen. Das ♀ bezieht nun ebenfalls einen exponierten „Wachposten“ mit gutem Ausblick auf den Brutplatz.

Als Nestlingsdauer geben Hagen (1952, Norwegen) 4–5 Wochen, St. Danko (briefl. Ostslowakei) mindestens 22, höchstens 40 Tage ($\emptyset = 4$ Wochen), Seitz (1966, Volierenbrut) 30–35 Tage und Heinroth (1934, Handaufzucht) 34 Tage an. Die künstlich aufgezogenen Eulen meiner Zucht sprangen am 28. Lebenstag aus ihrer Kiste und suchten diese nur noch zum Schlafen auf. Ab dem 31. Tag schliefen sie auf dem Ast. Bei Bruten in der Voliere notierte ich einmal 30, dreimal 31, einmal 34 und einmal 36 Tage zwischen Schlupf und Ausfliegen. Die unterschiedliche Dauer dürfte mit den verschiedenen Brutplatztypen zusammenhängen. In der Ostslowakei verlassen die Jungen die offenen Greifvogelhorste noch vor Laubaustrieb, die handaufgezogenen Eulen wurden in flachen Körben bzw. Kisten gehalten, in der Voliere benutzten die Eulen vorwiegend tiefe Höhlen. Die Nestlingsdauer scheint mit dem Grad der Exposition korreliert zu sein.

Das Waldkauz-♀ hudert vergleichsweise um 1–6 Tage länger (10.–16. Lebenstag der Nestlinge, Ritter 1972) als der Habichtskauz. Die Altvögel beider Arten bleiben bis Anfang der 3. Woche nur noch tagsüber (Waldkauz) bzw. stundenweise (Habichtskauz) bei den Jungen, doch schützt der Waldkauz seine Jungen im skandinavischen Brutgebiet sogar bis in dieses Alter bei Tag und Nacht (Linkola & Myllymäki 1969). Die kleinere Art erscheint somit deutlich kälteempfindlicher.

5.4 Feindverhalten am Nest

Habichtskäuze können Brutstörer und Feinde in Nestnähe sehr heftig attackieren und selbst Personen dabei erheblich verletzen. Bei der Volierenhaltung empfiehlt es sich, zur Schonung der Alteulen, der Nachzucht und des Pflegers, die Gehege während der Brutperiode nicht zu betreten.

Intensität und Ausprägung des Feindverhaltens variieren individuell stark. Ein altes ♀ knappte schon 6 Wochen vor der Eiablage mit drohend gesträubtem Gefieder, sooft sich jemand dem Brutplatz näherte (Abb. 17). 10 Tage vor Legebeginn tauchte es im Sturzflug gegen den Störer los. Auf Annäherung während Legeperiode und Brut reagierte das ♀ mit Knappen und Reviergesang und flog meist hastig den Brutplatz an, um das Gelege zu bedecken. Wiederholt wurden beim kraftvollen Hinunterspringen Eier beschädigt! Bei Annäherung eines Fuchses verkrallte sich ein Altvogel in ein Ei und stach es an! Wiederholt unterließ ein ♀ die

Brutpausen bei Anwesenheit eines Beobachters (im Tarnzelt), obwohl das ♂ intensiv lockte.

Greift man unter das brütende ♀, so knappt es drohend und beknabbert die Hand. Mitunter streckt es auch die Fänge vor, doch scheint das Zukrallen über Gelege und Nestlingen gehemmt zu sein. Andere ♀ verharren während der Höhlenkontrollen gänzlich still oder stürzen bereits bei Annäherung auf große Entfernung aus dem Nistkasten. Bei Wegnahme des Geleges unter dem brütenden ♀ drohte dieses mit symmetrisch gefächerten Schwingen und stark gesträubtem Gefieder in der Brutstellung. Es biß in die Finger, knappte und streckte die Fänge vor, ohne das Nest zu verlassen. Ein Iltis konnte unter einem anderen ♀ der Reihe nach alle Eier hervorstehlen und ungehindert abtransportieren!

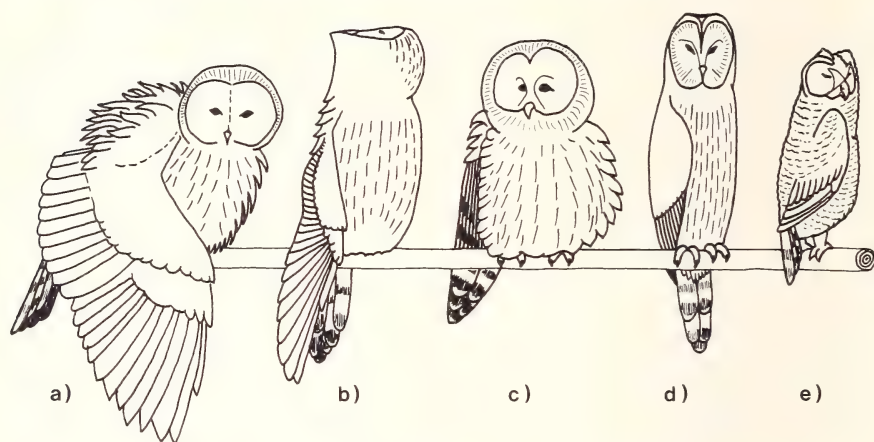


Abb. 17: Feindverhalten. Drohstellung des Habichtskauzes a) gegen einen Hund, b) gegen einen Mäusebussard, c) schwach gegen einen Menschen; Tarnstellung des d) Altvogels, e) Ästlings.

Im Freiland sind die Reaktionen ähnlich verschieden (vgl. Danko & Svehlik 1971). Nach Schenk (1907) verkrallte sich ein ♀ in die Schulter eines Eiersammlers. Manche ♀ bleiben bei Kontrollen knappend über dem Gelege und krallen heftig zu (Henrici 1928, Hagen 1952), lassen sich am Nest sogar greifen (Niemöller 1926), streichen beim Besteigen des Brutbaumes oder schon bei Annäherung an diesen ab (Christoleit 1928, Teiró 1959).

Sind die Jungen geschlüpft, steigern sich die Angriffe der Altvögel zu vehementen Sturzflügen. Der Angriff erfolgt unter Einsatz von Flügeln und Krallen meist von hinten (vgl. Sprunck 1967) und zielt auf Kopf und Schultern.

Das ♂ bleibt allgemein scheuer und wartet die Nestkontrollen meist in schmaler Tarnstellung ab (Abb. 17). Sobald sich der „Feind“ abwendet, greift es ihn von hinten an. In der Höhle wehrt es den Eindringling ebenso durch Zukrallen, Beißen, Knappen und Drohen ab. Bei Störungen äußern die Altvögel Warnlaute, Bellen und „korah“-Schreie. Sie verteidigen ihre Jungen auch außerhalb des Nestes, selbst wenn diese vor Ablauf der Nestlingszeit herausgenommen wurden. Handaufgezogene Eulen sind wesentlich heftiger als Wildfänge oder Junge aus „Naturbruten“, da sie den Menschen nicht scheuen.

Im Freiland halten die Eulen eine größere Fluchtdistanz ein. Im slowakischen Brutgebiet flogen die ♀ bereits bei Annäherung auf 80–100 m unter grell zwielendem Schirken vom Horst. Solange man die Eule anblickte, hielt sie etwa 30–40 m Distanz, kehrte man ihr den Rücken, strich sie im Sturzflug über den Beobachter hinweg. Nach wiederholten Angriffen blieb ein ♀ in Skandinavien in 20 m Entfernung zum „Feind“ sitzen und schloß die Augen, was Sprunck (1967) als „Übersprungsschlagen“ deutete.

Im Zusammenhang mit Brutstörungen waren im Gehege häufig affektbetonte Beuteübergaben oder Beutebehandlungen zu beobachten. Nach einem Angriff gegen mich flog ein ♂ dicht neben einen Ästling, packte ihn etwa fünfmal kräftig am Schnabel und zeigte — ohne Beute — übertriebene Fütterungsbewegungen. Bei Annäherung stürzte das ♀ kraftvoll auf eine tote Ratte mit allen Kennzeichen hoher Aggression, zerzte an ihr, verkrallte sich in sie und schleppte sie ans Flugloch. Die Handlungen lassen sich als Fütterung im Übersprung bzw. Feindbehandlung am Ersatzobjekt deuten.

Waldkauz-♀ reagieren zur Brutzeit auf Störungen im Nestbereich ebenso variabel. Während manche ♀ stumm aus der Höhle fliehen, lassen sich andere wehrlos auf dem Gelege greifen. Störer in Nestnähe werden vehement attackiert. Besonders heftig sind Angriffe nahe den Ästlingen (Krause 1933, Wendland 1972). Nach Wille (1970), Tschudi (1890) und Wendland (mündl. Mitteilung) zeigt der Waldkauz sehr selten ein Verleiten, wie es von waldbewohnenden Formen nicht zu erwarten ist und auch vom Habichtskauz bisher nicht beschrieben wurde.

5.5 Fütterung der Jungen

Das ♀ trägt Beute meist nach den Brutpausen ein, auch wird es vom ♂ innerhalb oder außerhalb der Höhle mit Beute versorgt. Das ♂ reagiert auf das Betteln von ♀ und Jungen mit Beuteeintragen, füttert aber selbst die Nestlinge nicht. Bei einem „Mischpaar“ fütterte ein Habichtskauz-♂ die kleinen Waldkauznestlinge in der Höhle regelmäßig.

Da die Fütterungen in der Höhle nicht direkt beobachtet werden konnten, verfolgte ich das Beutezerteilen, Betteln, Locken und Füttern über ein Mikrophon mit 30 m langem Kabel. Während des Beutezerteilens äußert das ♀ abgehackte, kurze Strophen des Fütterungslautes. Nehmen die Jungen gut ab, so verläuft die Fütterung nahezu stumm. Sobald die Jungen aber die Annahme verweigern, lockt das ♀ mit anhaltenden zwitschernden Fütterungslauten. Die Fütterungen im Nest dauern meist nur kurz und wiederholen sich während der Aktivitätsschwerpunkte in Intervallen von 5–20 min. Verlassen die Jungen nacheinander den Brutplatz, so versorgen die Eltern die Nestlinge weiterhin neben den Ästlingen. In keinem Fall war ein Herauslocken der Jungen zu beobachten.

Nach dem Ausfliegen beteiligen sich ♂ und ♀ zunächst in gleichem Maße an der Fütterung. Gegen Ende der Führungszeit zieht sich das ♀ mehr und mehr zurück und überläßt die Jungenbetreuung gänzlich dem ♂. Die Fütterung der Ästlinge wird entweder durch Betteln eines Jungen oder durch Beutepräsentieren eines Elternteiles eingeleitet. Der Altvogel transportiert die Beute in Schnabel oder Fang zum Jungen, hält sie im Schnabel hoch und preßt sie gegen Hals, Kinn, Unter- oder Oberschnabel desselben. Ein ♂ rieb die Maus wiederholt am Schnabelspalt des Jungen. Kleine Beutestücke werden rasch übergeben, große Beutetiere von den Altvögeln zerteilt. Früh zerteilen die Jungen große Bissen selbständig. Zur Fütterung äußert das ♀ mitunter den Kontaktlaut, seltener den Reviergesang. In keinem Fall konnte der Fütterungslaut außerhalb der Bruthöhle festgestellt werden.

Während sich die Ästlinge im Alter von 5–6 Wochen zur Fütterung eng an die Eltern schmiegen, halten sie mit 2 Monaten Distanz und übernehmen die Beute weit vorgestreckt. Nach dem 70. Tag betteln die Jungen zwar noch kräftig, weichen aber den Altvögeln aus. Umgekehrt meiden auch die Eltern den Kontakt mit den Jungen und übergeben die Beute hastig.

Obleich das Fütterungsverhalten meist durch Jungenbetteln ausgelöst wird, bevorzugen die Altvögel keineswegs die laut bettelnden Jungen oder lassen sich nach deren Bettelintensität leiten. So reichten sie wiederholt einem Jungen, das gar nicht gebettelt hatte und nun schirkend die Beute ablehnte, ohne sich um das laut rufende Geschwister zu kümmern. Auch versuchte ein ♂ ein Junges zu füttern, das eben erst die Fütterung durch das ♀ abgelehnt hatte. In vielen Fällen flogen die Eltern von einem Jungen zum anderen und präsentierten die Beute, bis sie angenommen wurde, bzw. fraßen sie diese schließlich selbst. Sicher stellen manche Situationen gefangenschaftsbedingte Artefakte dar, da hier das reiche Futterangebot die Jungen von den Eltern früher unabhängig macht als im Freiland und wirklichen Hunger nur selten aufkommen läßt.

Auch beim Waldkauz füttert nur das ♀ in der Bruthöhle (Wendland 1963), das ♂ beteiligt sich an der Fütterung erst nach dem Ausfliegen der

Jungen. Beide Arten verfügen über einen Fütterungslaut, der ♂ und ♀ eigen ist und beim Waldkauz als trockenes Gackern, beim Habichtskauz als gepreßtes Schnarren klingt. Dennoch „verstehen“ die Jungen der einen Art jeweils die Laute der anderen Art. Die Führungszeit dauert bei beiden Arten etwa 10–12 Wochen (Southern, Vaughan & Muir 1954, Stobbe 1973).

6. DIE JUGENDENTWICKLUNG

Die Daten wurden vor allem von 2 künstlich erbrüteten und handaufgezogenen Geschwistern (♂ und ♀) gewonnen. Zum Vergleich standen 25 Junge aus der Volierenzucht und 4 Bruten im Freiland zur Verfügung.

6.1 Gefieder und Mauser

5 Tage vor dem Schlupf zeigt der Embryo bereits ein voll ausgebildetes Eidunenkleid. Ein eben geschlüpfter Jungvogel ist von schütterem, kurzem Neoptilflaum bedeckt, dessen Dunen Wachshaut, Lider, den hinteren Rand des Ohrspaltes, die Halsseiten, 2 Raine längs dem Rücken, Flanken, Spannhaut, Bürzeldrüse und die Sitzschwielen an den Fersen freilassen. Die Zehen sind bis auf eine schmale Zeile feiner Dunen an der Oberseite nackt. Das Neoptil ist auf dem Kopf in 2 breiten Fluren angelegt, wodurch der Eindruck von „Federohren“ entsteht, der bis zum Ende der 2. Lebenswoche erhalten bleibt. Die Färbung ist meist schmutziggrau, variiert jedoch im selben Maße wie das Adultgefieder. Die Gefiederentwicklung sei kalendarisch beschrieben:

5. T a g : dunkle Keime des Mesoptils deutlich, Anlagen der Schwingen erkennbar.

7. T a g : Kiele sprießen zuerst an Armdecken und Schultern (dort ca. 10 mm lang, davon 4 mm frei).

8. T a g : Kiele an Bauch und Brust in je 2 Fluren, an Kopf und Nacken in geschlossener Fläche, an Unterschenkel und Lauf in kleinen Flecken.

10. T a g : Schwungfedern 10 mm lang, davon noch 8 mm im Kiel.

11. T a g : Konturgefieder platzt auf, nackte Stellen nur noch an Knie, Flanke, Bauch, Rücken und hinterem Rand des Ohrspaltes.

12. T a g : Körper in Sitzhaltung durch flauschig dichtes Mesoptil weitgehend abgedeckt. Neue Kiele treten an Schläfen und Bauch hinzu. Ungeschützt sind noch Schenkelinnenseiten und Rückenraine.

1 3. T a g : Eidunen werden an Stirn und Flügeldecken abgestoßen. Die schweren Blutkiele der Schwingen werden im Liegen und Sitzen auf den Boden gestützt.

1 6. T a g : Die weißen Endsäume der Einzelfedern bewirken eine kontrastreiche Querbänderung des wolligen Nestlingskleides.

1 7. T a g : Neue Kiele der Vibrissen und Schleiereinfassung, an Knie und Schenkel. 4/5 der Schwingen noch im Blutkiel, der Stoß ist noch nicht erkennbar.

2 0. T a g : Eidunen gehen an Stirn, Schleierrand, Rücken und Flügeldecken gänzlich verloren und bleiben noch als „Augenbrauen“-Büschel, an Schläfe, Kinn und Bauch stehen.

2 6. T a g : Der Federnkranz des Schleiers zeichnet sich erstmals ab.

2 7. T a g : Schwingen bis zur äußersten Querbinde aufgeplatzt.

2 9. T a g : Schwingen überragen Hand- und Armdecken. Kiele der Stoßfedern im Mesoptilflaum des Bürzels ertastbar.

Zum Ende der Nestlingszeit decken die langen und breit gefächerten Nestdunen das Junge wie eine große Wollkugel. Ihre Färbung variiert auch bei Nestgeschwistern von weißlichgrau über nußbraun bis fahlgelb und mattbraun. Dunkle Querlinien der Einzelfedern ergeben eine feine Sperberung des Konturgefieders, die mit fortschreitendem Längenwachstum der Federn allmählich verwaschen wird und mit Einsetzen der Jugendmauser im 2. Lebensmonat ganz verschwindet. Am längsten hält sich die Zeichnung an Kopf und Nacken. Mit dem Verlassen des Nestes setzt auch das Wachstum der Schwanzfedern ein. 5 Wochen alte Eulen tragen nur noch an Schläfe, Bauch, „Hosen“ und Unterschwanz Reste der Eidunen.

3 6. T a g : Schwanzfedern messen ca. 60 mm und überragen die Schwingen etwas. Diese platzen bis zur 3. Querbinde auf und tragen die Eule über kurze Strecken. Die Vibrissen sind voll ausgebildet. Blutkiele sind von außen nicht mehr zu sehen.

4 0. T a g : Die Stoßfedern sind bis zur 1. Querbinde aufgeplatzt und überragen die Flügelspitzen. Das Mesoptil bildet eine kugelige Kopfform und „quillt“ über den Schleierrand.

7 0. T a g : Stoß hat etwa 1/3 der endgültigen Länge erreicht.

7 2. — 7 6. T a g : Steife, harte und längsgestreifte Konturfedern des Alterskleides treten am oberen Brustabschnitt aus dem Mesoptil. Sie liegen dem Körper glatt an und schieben sich über den Dunenflaum, so daß dieser niedergepreßt und die Kontur des Vogels verkleinert wird.

8 0. T a g : Stoß voll ausgewachsen. Das endgültige Federkleid reicht bis zur halben Brust, der äußere Federnkranz des Schleiers tritt hervor und überragt das Mesoptil des Kopfes.

83. Tag : Konturfedern erscheinen auch an der Stirn, im Nacken (85. Tag) und am Rücken (90. Tag).

100. Tag : Mesoptilreste sind noch am äußeren Schleierrand, an Halsansatz und Bauchmitte erkennbar.

Die Federn der Kopfhülle erreichen ihre volle Länge erst mit 4 Monaten. Alt- und Jungvögel lassen sich im Herbst nicht mehr am Gefieder unterscheiden.

Der Verlauf der Vollmauser ist bei einjährigen Eulen und Alttieren gleich und eng an den Brutverlauf gekoppelt. ♂ und ♀ eines Paares, das weder Balz noch Brut durchmachte, kamen Mitte Juni gleichzeitig in die Mauser. In Brutpaaren setzt stets das ♀ mit dem Federwechsel ein. 2 ♀, die die Brut aufgegeben hatten, verloren die 1. Handschwinge 32 bzw. 37 Tage danach (22. 5. bzw. 9. 6.). Bei normalem Brutverlauf fallen beim ♀ 2 Wochen nach Schlupf der Jungen zuerst Handschwingen und Armdecken, dann das Kleingefieder an Brust und Rücken aus. Gegen Ende der Nestlingsperiode wechselt das ♀ die äußeren Schwingen und fast synchron alle Steuerfedern. Zuletzt werden Kopf und Schleier vermausert, wobei das flächenhafte Ausfallen der Gesichtsfedern — vor allem aber die nackten, roten Lider — der Eule einen kranken Ausdruck verleihen (Junge jetzt ca. 50 Tage alt).

Das ♂ eines jährlich erfolgreich brütenden Paares begann die Mauser — ebenfalls mit Abwerfen einer inneren Handschwinge — meist 6—7 Wochen nach dem ♀, wenn die Jungen gut flügge waren.

Die Schwanzfedern wachsen in geschlossener Reihe gleichzeitig nach und haben bereits nach 3 Wochen wieder etwa 1/3, nach 8 Wochen die volle Länge erreicht. Zu diesem Zeitpunkt ist das Kleingefieder bis auf Lücken im Schleierkranz vollständig erneuert (Gesamtdauer etwa 100 Tage).

Das neue Gefieder weicht in seiner Färbung oft vom vorhergehenden etwas ab. Geschwister, die hellgraues, gelblich- oder stumpfbraunes Mesoptil trugen, wurden oft nach 1—2 Federwechseln gleichfarbig dunkelgraubraun. Möglicherweise spielen Temperatur und Sonneneinstrahlung mit eine Rolle. Eine Parallele könnte man im „Umfärben“ eines „Wüstenkauzes“ *Athene noctua lilith* aus Israel sehen, der in Mitteleuropa in der Voliere nach der Mauser dunkle Federn wie der Steinkauz *Athene noctua noctua* erhielt (H. Frey, briefl.)!

6.2 Körperpflege

Putzbewegungen waren erstmals an der 2 Tage alten Eule zu beobachten, wobei das Junge auf den Fersen saß und den Bauch beknabberte.

Mit 4 Tagen wurden Zehen, Bauch, Brust und Flügel andeutungsweise „geputzt“. Am 5. Tag putzte die Eule in steilem Sitz Brust und Hals effektiv. Im Alter von 10 Tagen konnte sie bereits die Zehen in gebücktem Stand bekabbern. Einer 29 Tage alten Eule gelang erstmals das Putzen der hochgehobenen Zehen in einbeinigem Stand. Die Körperpflege wird mit dem Wachstum des Mesoptils intensiviert und gleicht sehr bald den Bewegungen der Altvögel.

Bereits ein 2-tägiges Junges versuchte sich an eine Seitenwand gelehnt sitzend am Kopf zu kratzen. Eine Eule kratzte sich am 14. Lebenstag erstmals frei sitzend, das Gewicht auf eine Ferse und einen Flügel gestützt, mit 21 Tagen in einbeinigem Stand. Mit um 180° verdrehtem Kopf kratzte ein 68 Tage alter Vogel das Stirn- und Scheitelgefieder. Die Krallen erreichen vor allem Schnabel, Ohr und Schläfenregion, wobei der Lauf stets „vorne herum“ geführt wird.

Körperpflege durch Kopfreiben wurde erstmals am 14. Tag beobachtet, wobei das Junge die Augen- oder Ohrregion gegen Schulter oder Armdecke rieb. Nach heftigem Regen rieb ein 2 Monate alter Vogel in Liegestellung das nasse Kopfgefieder gegen den Ast.

Schon am 4. Lebenstag zeigten die Jungen erste Streckbewegungen der Flügel in geducktem Sitz. Mit 1 Woche streckte der Jungvogel Hals und Flügel einer Seite in unsicherem Stand, mit 12 Tagen sicher in aufrechtem Stehen. Erst am 23. Tag verlagerte sich das Gewicht bei senkrechtem Flügelstrecken auf das Standbein, während das freie Bein schräg seitwärts abgestellt, ab dem 29. Tag auch frei abgehoben wurde. Im Alter von 68 Tagen streckten die Eulenküken wie Adultvögel Bein und Flügel einer Seite in etwa 45° Winkel parallel zueinander zurück.

Das erste Bad im Wasser konnte am 55. Lebenstag beobachtet werden. Ab dem 4. Monat badeten die Eulen fast täglich — auch in der Sonne, wobei sie mit zur Sonne gedrehtem Kopf den Körper vorneigten und Schwanz und Flügel breit fächerten. Im Unterschied zum Waldkauz badet der Habichtskauz nicht in Sand oder Staub (vgl. Räber 1954).

Frisch geschlüpfte Nestlinge rutschen rückwärts an die Nestwand und pressen ihre Kotballen dagegen. Ob das ♀ wie der Waldkauz dieselben frißt (Stülcken 1961), konnte nicht festgestellt werden. Bis zum Ausfliegen koten die Jungen im Rückwärtstrippeln und heben gleichzeitig die Flügel seitwärts. Zur Kotabgabe heben Ästlinge wie Altvögel die Flügelspitzen nur wenig, den Stoß gelegentlich an.

6.3 Körperentwicklung

Bis zum 3. Lebenstag schließen die Nestlinge die Lider fest und halten die Augen zunächst spaltförmig, ab dem 7. Tag langfristig offen. Die Lidränder werden nun fleischig dick und zeigen eine grell-rosa Färbung. Jetzt sind schon Fixierbewegungen zu beobachten. Die milchige Linsentrübung klingt in der 5. Lebenswoche allmählich ab.

Der weiße Eizahn wird am 11. Tag abgestoßen. Die Färbung der nackten Hautstellen und Hautschilde ist bei Geburt fleischfarben, der Schnabel durchscheinend graublau. Noch in der 1. Lebenswoche färben diese Körperstellen in blasses Taubengrau um. In der 2. Woche werden die Krallen schwarz. Nach der 3. Woche nimmt der Schnabel gegen seine Spitze zu eine hellere Hornfarbe an. Mit der Teilmauser im Herbst färbt er endgültig um, was durch Futterstoffe beeinflusst werden kann. Bei Ernährung durch Mäuse und Ratten (Labortiere) zeigen die Altvögel horngelbe Schnäbel, mattrote Lider, graue Zehen mit gelblichem Anflug und schwarze Krallen. Werden vorwiegend Eintagsküken geboten, erhalten die Eulen orange- bis dottergelbe Schnäbel, kräftig weinrote Lider und gelbe bis orangefarbene Sohlen.

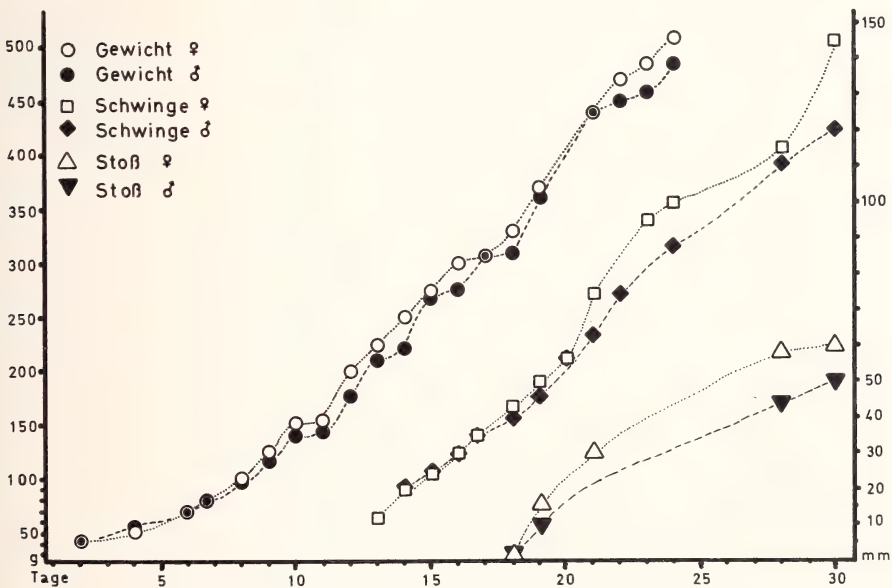


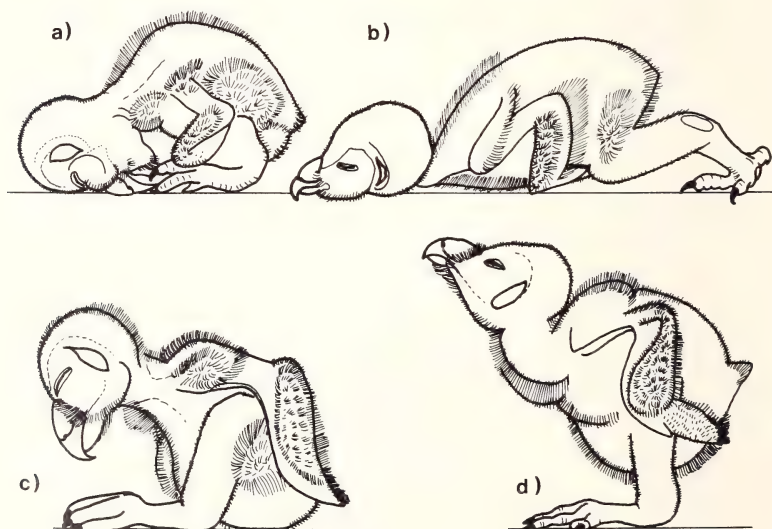
Abb. 18: Entwicklung von Körpergewicht und Großgefieder zweier Habichtskäuze. Der Sexualdimorphismus tritt erst gegen Ende der Nestlingszeit in Erscheinung. Das Großgefieder erreicht die Adultwerte mit 2,5 Monaten, das Gewicht mit 6 Monaten.

Frischgeschlüpfte Habichtskäuze wirken relativ derb und robust. Die Gewichtszunahme verläuft geradezu sprunghaft (Abb. 18). Mit einer Woche haben sie das Geburtsgewicht von 38–40 g verdoppelt, nach 12 Tagen verfünffacht, mit 3 Wochen verzehnfacht. Leider konnte ich die Gewichtsentwicklung nach dem 25. Tag nicht mehr registrieren. Der geschlechtsspezifische Gewichtsunterschied kam bei 2 Jungen erst im Alter von 2 Wochen zur Geltung.

6.4 Körperhaltungen

Im Vergleich zu anderen europäischen Eulen zeigt das Habichtskauzjunge sehr frühe körperliche Reifung. So kann der Nestling bereits am 1. Lebenstag auf Bauch und Fersen gestützt sitzen und den Kopf frei heben. Alle 4 Zehen sind parallel zueinander vorgerichtet. Der Kopf stützt sich in den Rastpausen mit Schnabelspitze, Kinn, Stirn oder Wange auf den Boden (Abb. 19 a). Am 2. Tag stemmten sich die Jungen zusätzlich auf die schräg abgestreckten Flügel. Durch weites Verschieben der Fersen erzielt der Nestling ab dem 3. Tag eine stabile Sitzhaltung (Abb. 19 c).

Ein freies Sitzen, bei dem das Körpergewicht ausschließlich auf den Fersen ruht, gelingt am 3. Tage nur mit Rückenlehne, am 4. Tag bereits ohne Hilfe. Mit 5 Tagen richtet sich der Nestling in freiem Sitz auf (Abb. 19 d). Im selben Altersabschnitt gelingt erstes Stehen mit zur Sohle gespreizten Zehen und kurzfristig durchgestreckten Extremitäten. Der Kopf wird nur noch ab und zu mit Schnabel oder Stirn abgestützt.



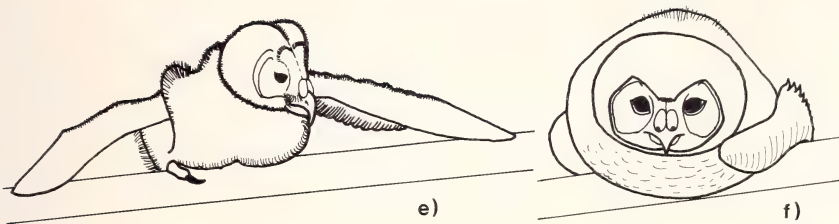


Abb. 19: Körperstellungen der Habichtskauz-Nestlinge: a) Liegen auf Fersen, Bauch und Stirn; b) ausgestreckt flaches Liegen; c) Fersensitz mit aufliegendem Bauch; d) freies Sitzen. Liegen auf dem Ast: e) mit abgestützten Flügelspitzen (12. Tag); f) mit aufliegendem Flügelbug (40. Tag).

Am 7. Lebenstag kann die Eule in freiem Stand fressen, am 9. Tag sich putzen und schütteln, am 10. Tag den Boden beknaabern, am 22. Tag Kopfkrazten. 20 Tage alte Eulen stehen bereits einbeinig aufrecht. Einen Ast umklammert das Junge ab dem 11. Lebenstag, ohne darauf Gleichgewicht halten zu können. Mit 12 Tagen steht es in flacher Vorlage, mit 25 Tagen aufrecht auf dem Ast, wobei Wendezehe und 1. Zehe der 2. und 3. Zehe zangenartig gegenüberstehen.

Während Nestlinge den Kopf meist horizontal tragen, was ihnen ein „greifvogelartiges“ Aussehen verleiht, kippen ihn Altvögel schräg vor, so daß der Schnabel dem Hals nahezu anliegt. Diese typische „Eulenhaltung“ nehmen die Jungtiere erstmals mit 18 Tagen ein.

Im Liegen halten kleine Nestlinge die Beine meist neben dem Körper angewinkelt (Abb. 19 a), ab der 2. Lebenswoche auch flach zurückgestreckt. Die Flügel ruhen schlaff auf dem Boden oder werden (bei Wärme?) weit vom Körper gespreizt (Abb. 19 b). Liegt ein Junges auf dem Ast, stützt es sich in der 2. Woche beidseitig auf die Flügelspitzen (Abb. 19 e), in der 4. Woche auf die Flügelbüge. Flüge Eulen — seltener Altvögel — rasten quer oder schräg zum Ast liegend (Abb. 19 f).

6.5 Lokomotion

Gleich nach dem Schlupf beherrscht das Junge beim Umkippen ein Zurückrollen in die Sitzhaltung und vermag sich auf Fersen und Bauch rutschend fortzubewegen. Bei Imitation des Fütterungslautes trippelt es am 2. Lebenstag gerichtet auf die Schallquelle zu. Ein 4 Tage alter Kauz trippelt auf den Fersen in steiler Sitzhaltung, ohne den Bauch aufzustützen.

Ein 5tägiges Junges ging zunächst auf je einer Fußsohle und einer Ferse, später auf 2 Sohlen, die Zehen drei zu eins gespreizt. Bei flach vorgebeugtem Körper stützte sich der Vogel meist auf den Schnabel (Abb. 20 a). Am 6. Tag gelang es den Jungen, eine 8 cm hohe Korbwand zu übersteigen. Mit 8 Tagen stützen sie in gebücktem Gang noch beide Flügel neben dem Körper auf (Abb. 20 b). Die Wendezehe wird ab dem 11. Tag auswärts gedreht, ab 12.—13. Tag nach hinten gerichtet. Weitausholende Schritte mit gestreckten Fersen und aufrechtem Körper gelingen erst ab einem Alter von 3 Wochen.

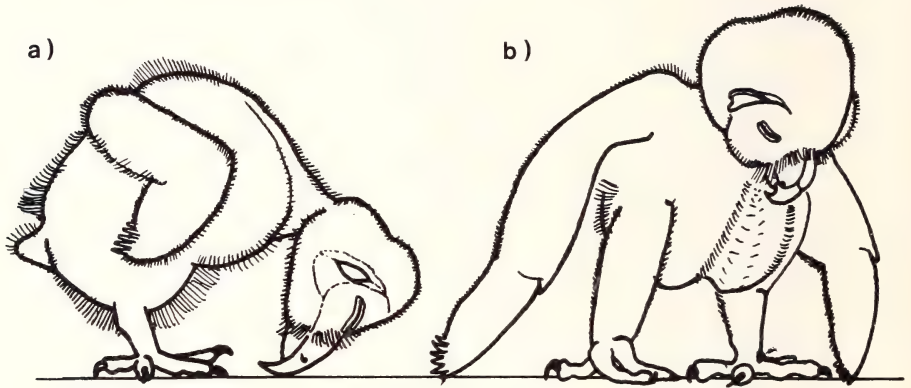


Abb. 20: Gehen der Habichtskauz-Nestlinge: Abstützen a) mit Schnabel (7. Tag); b) mit Flügel (10. Tag).

Wie alle Eulenarten, deren Junge an ungeschützten Brutplätzen auf Bäumen zur Welt kommen können, verfügt der Habichtskauz-Nestling früh über ein Kletterverhalten (vgl. Scherzinger 1971). Auf den Rücken gelegt, krümmt sich bereits das 9 Tage alte Junge hoch, versucht sich mit Kinn oder Schnabelspitze einzuhängen und durch Vorstrecken der geöffneten Fänge Halt zu finden. Am 12. Tag vermag die Eule zwar sich flatternd an einer Baumborke durch Einhängen von Schnabel und Krallen festzuhalten, doch gelingt aktives Hochklettern erst ab dem 25.—27. Lebenstag. Das Junge benutzt den Schnabel nur zum Einhängen während der Rastpausen und zum Festhalten bei Gleichgewichtsverlust, weniger zum Hochziehen des Körpers. Im Alter von 1 Monat setzt es beim Klettern im Gezweig die Flügel als Verankerung und zum Hochziehen des Körpers kraftvoll ein.

Erste Ansätze des Fliegens sind mit beidbeinigem Springen gekoppelt. Am 20. Lebenstag sprang ein Jungvogel in geduckter Haltung 8 cm weit vorwärts. Mit 21 Tagen verlängerte er den Sprung durch Flügelschlagen. Ab dem 26. Tag konnte sowohl Hochspringen auf 25 cm hohe Gegen-

stände als auch Abspringen aus 70 cm Höhe beobachtet werden. Auf den Boden gesetzt bewegen sich die Jungeulen in 5–15 cm hohen und bis zu 60 cm weiten Flattersprüngen vorwärts. Mit dieser beidbeinig hüpfenden Bewegungsweise queren sie selbst dichtes Gebüsch und hohes Gras sehr rasch (Abb. 21).

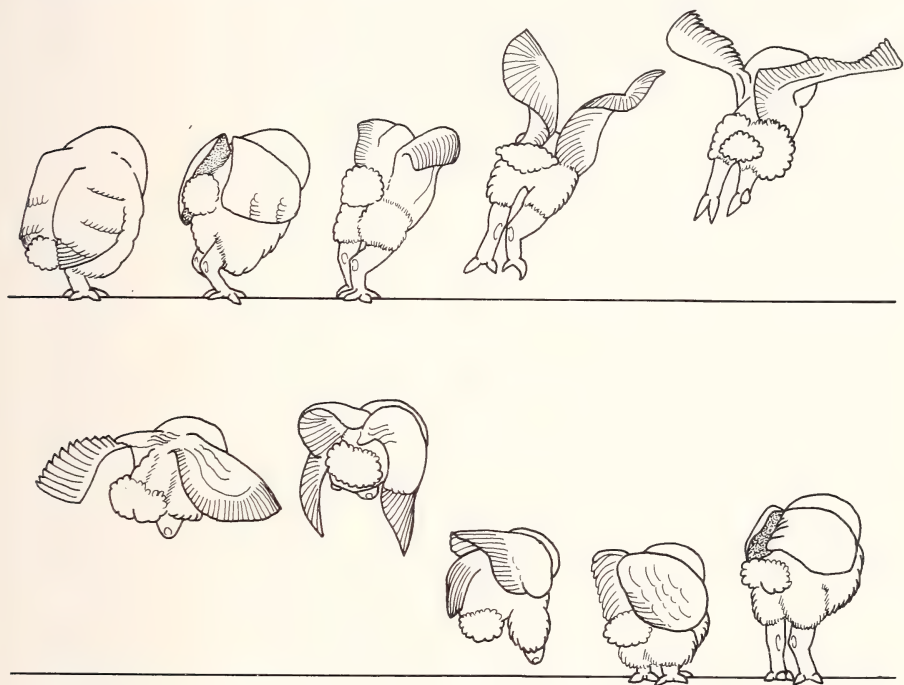


Abb. 21: Hoppelsprung. Vor Erreichen der Flugfähigkeit bewegt sich der Habichtskauz mit ausholenden und hohen Sprüngen rasch vorwärts. Die Flügel sind nicht immer beteiligt.

Ein 27 Tage alter Kauz vermag bereits mit sicherer Landung auf einen Ast zu springen. Am 29. Tag gelingen 50 cm hohe Sprünge und Flugstrecken bis zu 1 m. Am 31. Tag fliegen die Eulen knapp über dem Waldboden von einem Baumstrunk zum anderen und erreichen Ziele in 1 m Höhe. Mit 36 Tagen fliegen sie 2 m hoch und 3 m weit, mit 39 Tagen bis zu 10 m weit. Zum Horizontalflug starten sie aus aufrechtem Stand, zum Aufwärtsflug aus der tiefen Hocke, wobei der Kopf in Zehenniveau gesenkt und zum Landungsziel gerichtet wird. 40 Tage alte Käuze fliegen meist hangabwärts und erreichen nach zahlreichen Ortswechseln niedere Zweige und schließlich die Baumkronen. Sie rasten auf den Zwischenstationen im Mittel 20 sec. Schneller erreichen sie höhere Zweige durch Anfliegen senkrechter Baumstämmen, an denen sie dann flügel Schlagend

bis in die Krone hochklettern (Abb. 22). Noch während des 2. Lebensmonats läßt der Vogel die Beine im Ruderflug schlaff baumeln, der Körper ist schräg zur Flugbahn aufgerichtet. Bei längeren Segelstrecken zieht das Junge ab dem 85. Tag die Beine an. Zur Landung bremst es ab dem 50. Lebenstag durch kurzes Rütteln, steifes Segeln oder seitliches Abgleiten (57. Tag). Mit 90 Tagen gelingen den Eulen der beherrschte, schwebende Flug mit weitausholendem Schwingenschlag, Drehungen um 180° sowie sicheres Rütteln vor der Landung. Im Schrifttum wird die Flugfähigkeit ab dem Alter von 34 Tagen bzw. 5 Wochen (Heinroth 1934, Wels 1912) und 6 Wochen (Hagen 1952) angegeben.

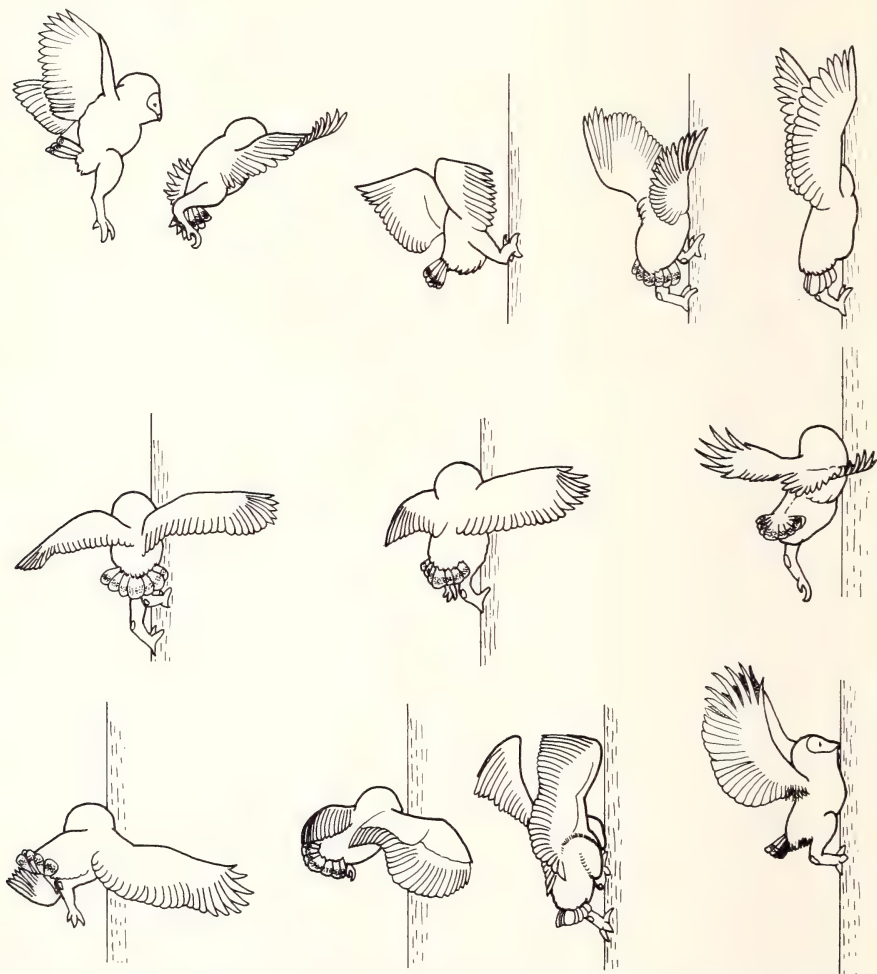


Abb. 22: Eben flügge Habichtskäuze sind in der Lage, senkrechte Stämme anzufiegen und an deren Borke flügelschlagend hochzuklettern. Dabei wechseln steigende und fliegende Phasen aufeinander ab.

6.6 Nahrungsaufnahme

Eben geschlüpfte Junge betteln bei Berühren der Schnabelkanten. Auf den trillernden Fütterungslaut heben sie schon vom 1. Lebenstag an den Kopf und beknabbern erreichbare Gegenstände. Ab dem 2. Tag können sowohl akustische als auch taktile Reize das Zuschnappen auslösen, wobei die Eulen den Bissen durch seitliches Kopfpendeln finden. Eine Sperreaktion fehlt (vgl. Scherzinger 1974).

An den ersten Lebenstagen schlingt das Junge im Sitzen oder Liegen. Da das typische Kopfzurückwerfen beim Schlingen noch nicht gelingt, wird der Bissen mit der Zunge in den Schlund geschoben. Harte, trockene Stücke und Knochen werden bis zum 10. Tag sofort hochgewürgt und fallen gelassen. Dementsprechend sind die ersten Gewölle am 8.—9. Tag knochenfrei (Maße: 4,0 mal 1,5 cm).

Beim Betteln strecken die Nestlinge in diesem Alter den Kopf auf den Fütterungslaut — unabhängig vom Standort der Schallquelle — auch bei geöffneten Augen steil aufwärts. Der erste Blinddarmkot wird im Alter von 14 Tagen abgegeben. Mit 23 Tagen verschlingen die Käuze bereits ganze Mäuse und nehmen ab dem 26. Tag vorgelegte Stücke selbständig auf. Das Anschneiden von intakter Beute wurde erstmals am 29. Tag beobachtet. Flüge Junge (50. Tag) holen abgelegte Beute aus dem Depot und fressen sie selbständig.

Spieleisiche Beutebearbeitung und Beutefang sind an Jungvögeln frühzeitig zu beobachten. Ein 9 Tage alter Kauz krallte in ein Papier und zerknabberte es im Sitzen. Im Alter von 2 Wochen treten solche Beiß- und Knabberspiele mit Steinchen, Zweigen oder den eigenen Extremitäten regelmäßig auf. Mit 22 Tagen springen die Vögel flügelschlagend auf ein „Ersatzobjekt“ zu, krallen sich fest und beknabbern es. Ab der 7. Woche fliegen die Eulen Blätter, Grasbüschel, Steine oder tote Beutetiere unter heftigem Flügelschlagen an. Die Einzelhandlungen des Beuteerwerbes treten im Spiel in zusammenhangloser Folge auf (vgl. Meyer-Holzappel 1956, 1976). Besonders auffällig sind der kraftvolle Aufprall bei der Landung und das heftige Einkrallen. Der volle Ablauf der Beuteerwerbshandlung ist erst mit Erreichen der Flugfähigkeit zu beobachten.

Ein 76 Tage alter Kauz legte sich beim Zukrallen in voller Fangstellung (gebreitete Schwingen, gefächerter Stoß) ganz flach auf das Beuteobjekt. Noch am 100. Lebenstag zeigte ein Junges dieses „Manteln“ über kurzgeschnittenem Gras, wie es bei Altvögeln nur im Zusammenhang mit bewegter Beute auftritt. Im Fersensitz krallte eine 85tägige Eule wolkend in die „Beute“. Nicht selten brachen die Vögel Borkenstücke oder Äste ab oder rissen Erdklumpen los, um sie anschließend als Ersatzbeute zu bearbeiten.

Freifliegend gehaltene Jungeulen wählten beim kraftvollen Aufprall bevorzugt Wellplastikdächer, auch trampelten sie auf solchen Materialien lautstark herum. Das heftige Gepolter scheint für sie lustvoll zu sein. Stark gesträubtes Rückengefieder und Schnabelknappen weisen bei den Fangspielen ausgefärbter Jungtiere auf hohe Erregung hin. Die Volierenkonstruktion erlaubte keine Versuche mit lebender Beute, weshalb Beobachtungen über erstes effektives Beuteschlagen fehlen.

6.7 Sozialverhalten und Führungszeit

Während der Nestlingszeit beschränken sich die Geschwisterkontakte auf gegenseitiges Wärmen, Anlehnen, Beknabbern und Schnabelzerren. Häufig sind Freß- und Schlingversuche an Extremitäten des Geschwisters zu beobachten. Ästlinge kraulen und schnäbeln einander und schmiegen sich auf dem Schlafast aneinander oder an die Eltern. Diese Kontaktsuche ist auf die Ruhephase beschränkt. Aktive Jungeulen spielen, fressen und fliegen ohne positiven Sozialbezug. Ab der 10.–12. Woche halten die Vögel zunehmend Distanz, schirken beim Aufeinandertreffen grell und warnen häufig. Am 85. Lebenstag nahm ein Junges mit gefächertem Stoß und offenen Flügeln eine Art Drohstellung gegenüber dem Vater ein. Im Alter von 100 Tagen bedrohen und jagen die Jungen einander in Verfolgungsflügen und schlafen deutlich isoliert. Die letzten Fütterungen und Beuteübergaben finden um die 10. Lebenswoche statt, die letzten Bettelrufe waren um die 14. Woche zu hören. Bei freilebenden Habichtskäuzen dauerte die Bettelperiode 7 Wochen (St. Danko, briefl., Slowakei) bzw. bis in den September (Wels 1912, Polen), ab Oktober jagten die Jungeulen alleine.

6.8 Feindverhalten der Jungen

Bis zur 3. Lebenswoche zeigen die Nestlinge keine ausgeprägten Feindreaktionen. Sie drücken sich bei Störungen lediglich an den Horstboden und lassen sich ohne Abwehr greifen. Ein handaufgezogener Kauz nahm bei Annäherung am 20. Tag unter Fauchen und Knappen eine Drohstellung mit gespreizten Hand- und abgehobenen Armschwingen ein. Am 31. Tag plusterte er sich in buckelig flacher Haltung mit angehobenen Flügeln gegenüber einem Hund. Flüge Eulen drohen im Gegensatz zur symmetrischen Radstellung der Nestlinge mit nur einseitig gefächertem Flügel, wie es für den Altvogel typisch ist. Die handaufgezogenen Käuze nahmen beim Anblick fliegender Krähen bereits am 27. Tag eine Tarnstellung mit hochaufgerichtetem Körper, gestreckten Beinen und schmal verkniffenem Schleier ein und preßten sich mitunter eng aneinander. Eine voll ausgeprägte Tarnstellung (vgl. Abb. 17 e) zeigt

te ein 73 Tage alter Kauz vor einem Hund. Erst in der letzten Nestlingswoche setzen sich die Jungen zur Wehr, legen sich auf den Rücken und schlagen mit den Fängen zu (Wels 1912).

Nestlinge reagieren im allgemeinen nicht auf Warnlaute und Angriffe der Altvögel. Nach dem Ausfliegen fallen sie in das Warnen der Eltern

T a b e l l e 3: Vergleiche der Jugendentwicklung bei Wald- und Habichtskauz

	<i>Strix aluco</i>	<i>Strix uralensis</i>
Neoptil bei Schlupf	reinweiß, wenige Blößen	schmutzigweiß, große Blößen
erste Mesoptilkeime ab	8. Tag	5. Tag; platzen zwischen 7. und 11. Tag
Mesoptil deckt Vogel etwas	ab 14. Tag	ab 12. Tag
— " — flauschig dicht	ab 18. Tag	ab 16. Tag
Zeichnung des Mes. erkennbar	ab 11. Tag	ab 11.—14. Tag
Kiele der Schwinge am 10. Tag	10 mm lang	10 mm lang
Kiele vom Stoß platzen ab	ca. 28. Tag	ca. 30. Tag
Augenlider spaltförmig offen	ab 8. Tag	ab 3. Tag
— " — langfristig offen	ab 9. Tag	ab 6. Tag
Linsentrübung bis	4. Woche	5. Woche
aufrechtes Sitzen ab	1. Tag	1. Tag
freies Sitzen ab	10. Tag	4. Tag
Stehen auf Sohle ab	16. Tag	5. Tag
Stehen auf Ast flach ab	?	12. Tag
— " — aufrecht ab	20. Tag	25. Tag
Nahrungsabnahme bei Berührung	Schnabelwinkel	ganzer Schnabel
Knochen mitgefressen ab	16. Tag (?)	10. Tag
1. Gewölle (knochenfrei) ab	18. Tag (?)	8.—9. Tag
kleine Nestlinge betteln durch	ungerichtete Suche	Kopfaufwärtsstrecken
Vorwärtskrabbeln (auf Fersen)	ab 1. Woche (?)	ab 2. Tag
ausholende Schritte ab	3 Wochen	3 Wochen
aktives Hochklettern ab	25.—27. Tag	25.—27. Tag
gebücktes Gehen (auf Sohlen)	?	ab 8. Tag
Flugstrecke bis 1 m ab	ca. 30.—35. Tag	ca. 29. Tag
sicherer Flug ab	40. Tag	35.—40. Tag
Drohstellung der Jungen (symm.)	ab 20. Tag	ab 20. Tag
Tarnstellung der Jungen	ab 20. Tag (?)	ab 27. Tag
Distanzierung der Jungen ab	8 Wochen	12 Wochen
Führungszeit	2,5—3 Monate	2,5—3 Monate

mit entsprechenden Lauten ein, ohne jedoch Feindorientierung oder gar spezifisches Feindverhalten zu zeigen. Das erste Warnen der Jungen war am 51. Lebenstag zu hören.

Der Vergleich der Jugendentwicklung zeigt nur geringfügige Unterschiede zwischen Habichtskauz- und Waldkauz (Tabelle 3). Generell scheint die Reifung lokomotorischer Fähigkeiten bei der ersten Art deutlich rascher fortzuschreiten, ohne daß dabei die Nestlingsdauer (beide rund 4 Wochen) oder die Führungszeit verkürzt wäre. Die Nestlinge beider Arten richten sich ab dem 1. Tag in den Sitz auf. Während *Strix uralensis* ab dem 4. Tag frei sitzen kann, zeigt *Strix aluco* diese Leistung erst ab dem 8.—10. Tag. Habichtskauzjunge stehen ab dem 5., Waldkäuze ab dem 15. Lebenstag auf sohlenartig gespreizten Zehen. Rasches Gehen ist bei beiden Arten ab der 4. Woche zu beobachten. Kräftiges Hochklettern mit Schnabel- und Kralleneinsatz gelingt jeweils ab 25. (*S. uralensis*) bzw. 28. Tag (*S. aluco*) effektiv (vgl. Krause 1933). Da beide Arten ähnliche Brutplätze benutzen und die gleiche Nestlingsdauer haben, wird dieses Verhalten jeweils zu gleicher Zeit benötigt. Ebenso erreichen beide die volle Flugfähigkeit um den 40. Lebenstag (Hagen 1952).

Ein auffälliger Unterschied ist in der Lokomotorik während des frühen Ästlingsstadiums gegeben. Während die Waldkäuze in der 4.—5. Lebenswoche auf dem Boden mit ausholenden Schritten gehen oder geduckt laufen, bewegen sich Habichtskäuze vorwiegend in hohen und ausholenden Sprüngen vorwärts (Abb. 21).

Überraschend ist die frühe Reife einiger Körpermerkmale beim Habichtskauz (Tab. 3). So öffnen seine Jungen die Augen erstmals spaltförmig am 3. Tag, die Waldkauznestlinge erst am 8. Tag (Räber 1954). Die Augen bleiben langfristig ab dem 5. (*S. uralensis*) bzw. 9. Tag (*S. aluco*) offen (Stülcken 1961). Ansätze der Fixierbewegungen zeigen junge *Strix uralensis* bereits am 7. Tag.

In der Gefiederentwicklung der Nestlinge wären Kälteanpassungen beim „nordischen“ Habichtskauz zu erwarten. Tatsächlich wirkt aber der Neoptilflaum zum Zeitpunkt des Schlupfes beim Habichtskauz zarter und schütterer und bedeckt den Körper nur unvollständig, beim Waldkauz kürzer und dichter, ohne größere Partien unbedeckt zu lassen. Die weitere Gefiederentwicklung läßt jedoch beim Habichtskauz ein rascheres Tempo erkennen. So zeigen sich die ersten Mesoptilkeime schon am 5. Tag (Waldkauz: 7. Tag). Die Kiele platzen bereits zwischen dem 7. und dem 11. Tag (Waldkauz: 10.—12. Tag). Demnach wird der Vogelkörper durch die Nestlingsdunen beim Habichtskauz ab dem 12. Tag weitgehend, ab dem 16. Tag (Waldkauz: 18. Tag) wollig dicht abgedeckt. Der Waldkauz holt den Vorsprung rasch ein, die folgende Gefiederausbildung erfolgt nahezu synchron. Dementsprechend stimmen die Entwicklungsdaten für das Großgefieder überein.

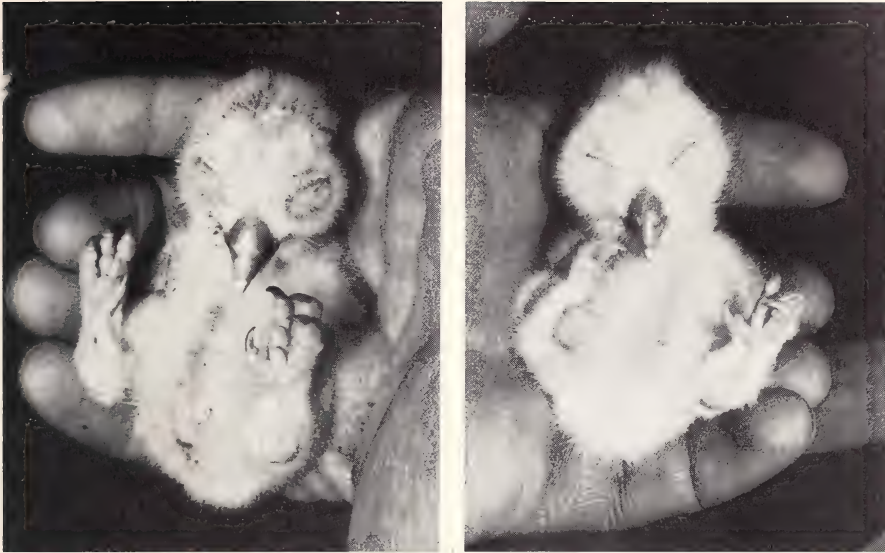


Abb. 23: Je 2 Tage alte Nestlinge von Habichtskauz (links) und Waldkauz (rechts). *Strix uralensis* läßt sich durch den relativ kleineren Kopf, den längeren und derberen Schnabel und den schütterten Dunenflaum unterscheiden.



Abb. 24: Je 28 Tage alte Nestlinge von Habichts- und Waldkauz. *Strix uralensis* ist — abgesehen von der Körpergröße — nur an der verwascheneren Wellenzeichnung, dem größeren und deutlicher ausgeprägten Schleier und dem langen, vorstehenden Schnabel zu unterscheiden.

ZUSAMMENFASSUNG

Beobachtungen an Habichtskäuzen im Gehege (5 Paare, 27 Junge). Das komplette Stimminventar (4 Laute der Jung-, 13 der Altvögel) wird nach Sonagrammen, Klangbild und Situation beschrieben. Die Einzellaute stehen untereinander in Beziehung. Der Aufbau dieses Inventars läßt sich zur Homologisierung heranziehen.

Die Balz hat mehrere Höhepunkte, die durch gesteigerte Aktivität und Rufintensität sowie den Einsatz verschiedener Laute beschreibbar sind. Sie läßt sich in 2 „territoriale“ Abschnitte und 1 „sexuellen“ Abschnitt gliedern. Während erstere durch laute Rufe und gehäuftes Aggressionsverhalten hervortreten, ist die Balz am Nest relativ leise. Im Vergleich mit anderen Eulen verfügt der Habichtskauz über einen eigenen Lockruf bei Nistplatzdemonstrationen. Beuteübergaben, die sowohl vom ♂ als auch vom ♀ ausgehen, erfolgen in und vor der Bruthöhle. Begattungen finden stets außerhalb des Brutplatzes, in der Regel auf einem Ast, statt; sie laufen in wenigen sec und leise ab. Optische Balzsignale fehlen weitgehend.

Die Brutreife wird im 1. Lebensjahr erreicht. Eiablagen erfolgten zwischen 6. 3. und 20. 4. (n = 11); in 3 Fällen gab es ein Nachgelege. Legeintervall 2—3 Tage; Gelegegröße 3 Eier (1—6); Brutbeginn meist nach dem 1. Ei; Brutdauer 35 Tage. Nur das ♀ brütet, doch dürfte das ♂ das Gelege während der Brutpausen des ♀ bedecken. Die adulten Vögel verteidigen Nestbereich und Junge sehr vehement gegen Störer, wobei die Angriffe vor allem gegen Kopf und Nacken des Feindes gerichtet sind. Über Gelege oder Nestlinge zeigt das ♀ in Feindsituationen eine gewisse Hemmung, zuzuschlagen.

In der Jugendentwicklung fällt rasche Reifung lokomotorischer Fähigkeiten auf. So können die Nestlinge ab dem 4. Lebenstag frei sitzen, ab dem 5. Tag auf Sohlen aufrecht stehen und ab dem 8. Tag gebückt gehen. Nach dem Verlassen des Nestes bewegen sie sich in auffälligen Hoppelsprüngen vorwärts. Unter Einsatz von Schnabel, Krallen und Flügeln klettern sie an Zweigen und Stämmen in die Wipfelregion. Mit 30 Tagen vermögen sie kurze Strecken, ab dem 35.—40. Tag sicher zu fliegen. Das Mesoptil bricht schon am 5. Lebenstag durch und bedeckt das Junge ab dem 16. Tag gänzlich. Die Kiele der Schwingen treten am 10., die des Schwanzes erst am 28. Tag hervor.

Die Jungen betteln bis zum 10. Tag ungerichtet aufwärts. Das 1. Gewölle trat am 8.—9. Tag, der erste Blinddarmkot am 14. Tag auf. Nestlinge werden vorwiegend vom ♀, Ästlinge hauptsächlich vom ♂ versorgt.

Der Waldkauz unterscheidet sich vom größeren Habichtskauz in seinen Körpermerkmalen deutlicher als im Verhalten. Weitgehende Übereinstimmungen sind in Aufbau des Stimminventares, Balzablauf und Brutbiologie festzustellen. Markante Unterschiede treten nur vereinzelt hervor: So weist die Lautäußerung während des Nestlockens beim Habichtskauz nicht den selben Funktionsumfang auf wie beim Waldkauz. Die „Aggressivgesänge“ der beiden Arten lassen sich nicht homologisieren. Die winterliche Pause zwischen der 1. und der 2. territorialen Balzphase wird vom Habichtskauz strenger als vom Waldkauz eingehalten. Unterschiede in der Brutdauer dürften aus verschiedenen Bebrütungstemperaturen beider Arten resultieren.

Die Entwicklung der Nestlinge verläuft während der ersten Lebenstage beim Habichtskauz rascher als beim Waldkauz, doch holt dieser den Unterschied bald auf. Das hüpfende Springen der Habichtskauzästlinge fehlt dem Waldkauz.

Nach den Beobachtungen in den Überlappungsgebieten beider Arten besiedeln die Käuze dieselben Waldgebiete, beide jagen bereits in früher Dämmerung und bevorzugen Mäuseartige als Hauptbeute (vgl. Danko & Svehlik 1971, Linkola & Myllimäki 1969, Mikkola 1972, Lundberg 1976 etc.). Unterschiede zeigen sich in den Nistplatzansprüchen, der Kälteresistenz der Nestlinge und der Wahl von Ersatznahrung. Genaue Biotop-, Nahrungs- und Aktivitätsanalysen werden notwendig sein, um die ökologische Abnischung der Geschwisterarten deutlicher zeichnen zu können.

SUMMARY

Ethological studies on reproduction and development of the Ural Owl (*Strix uralensis*), compared with the Tawny Owl (*Strix aluco*)

Studies were made mostly on caged birds (5 pairs, 27 young owls). The complete inventory of acoustic utterances (4 calls of young and 13 of adult birds) is described by sonogram, sound and situation. The inventory can be seen as a framework in which the single calls and songs are connected by "relationship". Homologies of utterances are shown by comparison of such systems of different species.

The phaenology of courtship behaviour during a year runs in a periodical way with 3 peaks, characterized by different calls and intensities of activity. Two phases, motivated by territorial behaviour, are placed in autumn and early spring respectively. A third phase, motivated by sexual behaviour, follows in springtime. Territorial phases are characterized by a high level of aggressive interactions and by loud, screaming and rough calls. During the sexual phase the owls display in an inconspicuous and silent way near the nesting site. In comparison with other species, while demonstrating this place Ural Owl utters a specific call. Handing over prey by the male for the female takes place inside and outside the breeding hole. Mounting behaviour lasts only few seconds, is devoid of optical signals and noisy calls and is done outside the nesting box always.

Breeding maturity is reached during the first year of life. Egg-laying starts between 6th March and April 20th (n = 11). In three cases a clutch abandoned was replaced by another one. Interval of egg-laying 2–3 days; clutch size 3 eggs (1–6); incubation starts mostly after the first egg is laid and lasts 35 days. Only the female breeds, otherwise the male can be seen in covering the eggs while the female pauses breeding. Both parents defend the vicinity of their nest or young ones very heavily, mostly attacking head and neck of the intruder. While sitting on eggs or nestlings the female seems to be inhibited in fighting.

During growth and development the threshold of locomotoric movements ripens rather quickly. Nestlings are able to sit on the floor without propping up with their belly on the 4th day of life, to stand on sole on the 5th day and to go stooped on the 8th day. After leaving the nest young owls move forward by hopping jumps. They climb up branches and trees using beak, claws and wings. One month old, the owls fly for short distances, on the 35th–40th days they fly steady-

ly. Feathers of mesoptile germinate on the 5th day and cover the nestling entirely on the 16th day. Quillpens of wings and tail appear on the 10th and 28th days respectively. Up to the age of 10 days the nestlings beg their heads erected but not yet directed to the parents. The first pellet was seen on the 8th—9th days, the first litter of the appendix on the 14th day. In the nesting cave the young are mostly fed by the female, whereas fledglings are mostly fed by the male.

Differences between Tawny Owl and Ural Owl are more distinct in morphological characters than in behaviour. Structure of the inventory of utterances, courtship display and breeding biology correspond largely in both species. Striking differences concern specific details: The different functions of the nest-demonstrating call are not the same in both species. The "aggression-songs" of both are not homologous. The break of the territorial phase in winter (between the autumn and spring periods) is more invariably pronounced in the "northern" Ural Owl. The eggs of both species differ in incubation time, probably due to different incubation temperatures.

During the first days of life, nestlings of Ural Owl develop more quickly than those of Tawny Owl. Later, however, this difference is made up by a higher rate of development in the latter. Fledglings of *Strix aluco* do not show the hopping jumps as found in *Strix uralensis*.

As observed in overlapping areas, both species live in the same forests, both hunt in the early dusk of the evening and prefer Muridae as prey. Differences are found as to claims to nesting sites, cold resistance of nestlings, and choice of substitute food. Additional specific characters regarding activity schedule, nutrition and biotope may reveal more details of ecological niche of these two closely related species.

LITERATUR

- Åberg, S. (1974): Kattugglans häckning i norra Kronobergs län. — Växjö, Kronobergs Orn. För., 29 S.
- Armstrong, E. (1973): A study of bird song. — Dover & New York.
- Arvola, A. (1959): Über die Lautäußerungen und die Bedeutung der Lautsignale des erwachsenen Waldkauzes (*Strix aluco*) auf Grund experimenteller Untersuchungen. — Ornis fenn. 36: 10—20.
- Blomgren, A. (1958): Faglar i Nordanskog. — Stockholm.
- Ceska, V. (1974): Der Nahrungsbedarf bei Uhu-, Schneeule- und Uralkauzfamilie im Laufe des Jahres. — Dipl.-Arb. Zool. Inst. Erlangen, 46 S.
- Christoleit, W. (1928): Vom Uralkauz (*Strix uralensis*). — Beitr. Fortpfl.-Biol. Vögel 4: 121—124.
- Danko, St., & J. Svehlik (1971): Bemerkungen zum Vorkommen, zur Nestbionomie und Äthiologie vom Habichtskauz (*Strix uralensis* Pallas) in der Ostslowakei. — Čslká Ochr. Přír. 12: 79—91.
- Dementiev, G., & N. Gladkov (1966): Birds of the Soviet Union, Bd. 1. — Jerusalem.
- Eck, S., & H. Busse (1973): Eulen. — Neue Brehm Bücherei 469: 196 S.
- Geroudet, P. (1947): La vie des oiseaux. — Paris.
- Hagen, Y. (1952): Roofuglene og Viltpleien. — Oslo.
- (1968): Noen iakttagelser over Slaguggla (*Strix uralensis* Pall.) i Østerdalen. — Sterna 8: 161—182.
- Harrison, C. (1973): Jungvögel, Eier und Nester. — Hamburg & Berlin.
- Hausmann, E. (1926): Az urali bagoly ujabb tömeges megjelenése. — Aquila 32—33: 253.
- Heinroth, O. (1922): Beziehungen zwischen Vogelgewicht, Eigewicht, Gelegegewicht und Brutdauer (mit 7 Kurventafeln). — J. Orn. 70: 172—285.
- & M. Heinroth (1924—1934): Die Vögel Mitteleuropas, Bd. 4. — Berlin.
- Heinzel, H., R. Fitter & J. Parslow (1972): Pareys Vogelbuch. — Hamburg & Berlin.
- Henrici, P. (1928): Früher Bruttermin von *Strix uralensis* Pall. — Beitr. Fortpfl.-Biol. Vögel 4: 73—74.
- Höglund, N., & E. Lansgren (1968): The Great Grey Owl and its prey in Sweden. — Viltrevy 5: 364—421.
- Holmberg, T. (1974): En studie av slagugglans *Strix uralensis* läten. — Var Fagelvärld 33: 140—146.
- Hortling, J. (1929—1931): Ornitologisk Handbok. — Helsingfors, 1142 S.
- Hosking, E., & C. Newberry (1945): Birds of the night. — London.
- Hrabar, A. (1926): Beobachtungen über die Uraleule. — Aquila 32—33: 166—171.
- Hubl, H. (1952): Beiträge zur Kenntnis der Verhaltensweisen junger Eulenvögel in Gefangenschaft. — Z. Tierpsychol. 9: 102—119.
- Jäckel, A. (1877): Zur Naturgeschichte der Habichtseule (*Strix uralensis* Pall.). — Zool. Garten 18: 309—311.
- Jokisch, H., & W. Borchardt (1968): Zum Paarungsverhalten des Waldkauzes. — Falke 9: 306—307.

- Immelmann, K. (1976): Einführung in die Verhaltensforschung. — Hamburg & Berlin.
- Kleinschmidt, O. (1934): Die Raubvögel der Heimat. — Leipzig.
- Koenig, L. (1973): Das Aktionssystem der Zwergohreule *Otus scops scops* (Linné 1758). — Fortschr. Verhaltensf. 13: 124 S.
- König, C. (1965): „Zeigen“ der Bruthöhle bei Sperlingskauz (*Glaucidium passerinum*) und Zwergohreule (*Otus scops*). — J. Orn. 106: 349–350.
- Krause, K. (1933): Beobachtungen an Waldkäuzen. — Mitt. Vogelwelt 32: 85–87.
- Kuhk, R. (1942): Ein Habichtskauz (*Strix uralensis*) Jahresvogel in der Lüneburger Heide. — Ornith. Monatsber. 50: 63.
- Lack, D. (1946): Competition for food by birds of prey. — J. anim. Ecol. 15: 123–129.
- Lagerström, A. (1966): Om fagelfaunan kring Overtornea. — Norbottens Natur: 14–17.
- Lindblad, J. (1967): Iugglen marker. — Stockholm.
- Linkola, P., & A. Myllymäki (1969): Der Einfluß der Kleinsäugerfluktuationen auf das Brüten einiger kleinsäugerfressenden Vögel im südlichen Häme, Mittelfinnland 1952–1966. — Ornis fenn. 46: 45–78.
- Lundberg, A. (1974): Taxering av slaguggla *Strix uralensis* i Uppland — metod och resultat. — Var Fagelvärld 33: 147–154.
- (1976): Breeding success and prey availability in a Ural Owl *Strix uralensis* Pall. population in Central Sweden. — Zoon 4: 65–72.
- Lundin, A. (1961): Observationer om ugglor. — Fauna och Flora: 78–80.
- Marler, P., & W. Hamilton (1972): Tierisches Verhalten. — München.
- Mebis, Th. (1974): Eulen und Käuze. — Kosmos Naturführer, Stuttgart.
- Meyer-Holzappel, M. (1956): Über die Bereitschaft zu Spiel- und Instinkthandlungen. — Z. Tierpsychol. 13: 442–462.
- & H. Räber (1976): Zur Ontogenese des Beutefangs bei Waldkauz (*Strix aluco* L.), Beobachtungen und Experimente. — Behaviour 57: 1–50.
- Mikkola, H. (1972): Neue Ergebnisse über die Ernährung des Uralkauzes (*Strix uralensis*). — Ornith. Mitt. 24: 159–163.
- & S. Sulkava (1969): On the occurrence of the Great Grey Owl (*Strix nebulosa*) in Finland 1955–68. — Ornis fenn. 46: 126–130.
- Muir, R. (1954): Calling and feeding rates of fledged Tawny Owls. — Bird Study 1: 111–117.
- Niemöller, W. (1926): Einiges über die Ural-Eule. — Mitt. Vogelwelt 25: 52–54.
- Niethammer, G. (1938): Handbuch der Deutschen Vogelkunde. — Leipzig.
- Peterson, R., G. Mountfort & P. Hollom (1959): Die Vögel Europas. — Hamburg & Berlin.
- Räber, H. (1954): Einige Beobachtungen über die postembryonale Entwicklung, das Verhalten und die Aufzucht junger Waldkäuze. — Ornith. Beob. 51: 149–161.
- Ritter, F. (1972): Untersuchungen über die Fütterungsaktivität des Waldkauzes (*Strix aluco* L.) während einer Brutperiode. — Beitr. Vogelkunde 18: 156–161.
- (1973): Erster Nachweis eines Nachgeleges beim Waldkauz (*Strix aluco*). — Beitr. Vogelkunde 19: 465–466.

- Runte, P. (1954): Instrumentallaute bei Singvögeln und einigen anderen Vogelgruppen. — Ornith. Mitt. 6: 28–31.
- Schäfer, H., & G. Finkensteiner (1935): Zur Kenntnis der Lebensweise des Uralkauzes. — Orn. Monatsber. 43: 171–176.
- Schenk, J. (1907): Az urali bagoly tomes megjelene Magyarországon 1906–1907 telen. — Aquila 14: 276.
- Scherzinger, W. (1968): Bemerkenswerte Paarbildung beim Waldkauz (*Strix aluco*). — Egretta 11: 56.
- (1970): Zum Aktionssystem des Sperlingskauzes, *Glaucidium passerinum* L. — Zoologica 118: 105 S.
- (1971): Beobachtungen zur Jugendentwicklung einiger Eulen (*Strigidae*). — Z. Tierpsychol. 28: 494–501.
- (1974): Habichtskauznachzucht im Nationalpark Bayerischer Wald gelungen. — Zool. Garten 44: 59–61.
- (1974): Zur Ethologie und Jugendentwicklung der Schneeule (*Nyctea scandiaca*) nach Beobachtungen in Gefangenschaft. — J. Orn. 115: 8–49.
- Schmidt, G. (1966): Am Brutplatz des Habichtskauzes (*Strix uralensis*). — Vogelwelt 87: 139–141.
- Seitz, A. (1966): Habichtskauzbrut im Nürnberger Tiergarten. — Gefied. Welt 90: 1–2.
- Siegenthaler, S. (1956): Beobachtungen am Waldkauz (*Strix aluco*). — Ornith. Beob. 53: 10–13.
- Southern, H., N. Vaughan & R. Muir (1954): The behaviour of young Tawny Owls after fledging. — Bird Study 1: 101–110.
- (1970): The natural control of a population of Tawny Owls (*Strix aluco*). — J. Zool. 126: 197–285.
- Sprunck, A. (1967): Übersprungsschlafen beim Habichtskauz (*Strix uralensis*). — Ornis fenn. 44: 78.
- Städler, H. (1930): Die Stimmen der mitteleuropäischen Eulen. — Vögel der Heimat: 1–32.
- Stobbe, C. (1973): Der Waldkauz (*Strix aluco*) im Hamburger Raum. — Hamb. avifaunist. Beitr. 11: 21–50.
- Stülcken, K. (1961): Beobachtungen an einem Waldkauzpärchen. — Falke 8: 39–45, 79–84, 111–114.
- Teiró, H. (1959): Observations on the behaviour and food-habits of the Ural Owl during the nesting period. — Suomen Riista 13: 93–105.
- Thielcke, G. (1970): Vogelstimmen. — Berlin, Heidelberg & New York.
- Tinbergen, N. (1959): Einige Gedanken über „Beschwichtigungsgebärden“. — Z. Tierpsychol. 16: 651–665.
- Tschudi, F. (1890): Das Tierleben der Alpenwelt. — Leipzig.
- Voous, K. (1962): Die Vogelwelt Europas, ein Atlas. — Hamburg & Berlin.
- Wahlstedt, J. (1959): Ugglornas spelvanor. — Fauna och Flora 54: 81–112.
- (1969): Jakt, matning och läten hos lappuggla *Strix nebulosa*. — Var Fagelvärld 27: 89–101.
- (1974): Lappugglan *Strix nebulosa* i Sverige 1973. — Var Fagelvärld 33: 132–139.
- Walker, L. (1974): The book of owls. — New York.

- W e i s , H. (1912): Die Uraleule (*Syrnium uralense* — Pall.). — Z. Ool. Orn.: 77—84.
- W e n d l a n d , V. (1963): Fünfjährige Beobachtungen an einer Population des Waldkauzes (*Strix aluco*) im Berliner Grunewald. — J. Orn. 104: 23—57.
- (1972): Zur Biologie des Waldkauzes (*Strix aluco*). — Vogelwelt 93: 81—91.
- W i c k l e r , W. (1961): Ökologie und Stammesgeschichte von Verhaltensweisen. — Fortschr. Zool. 13: 303—365.
- W i l l e , H. (1970): Vergleichende Studien zum Feindverhalten gegenüber dem Menschen beim Waldkauz (*Strix aluco*) und bei der Waldohreule (*Asio otus*). — Ornith. Mitt. 22: 150—152.
- (1972): Ergebnisse einer mehrjährigen Studie an einer Population des Waldkauzes (*Strix aluco*) in West-Berlin. — Ornith. Mitt. 24: 3—7.

Anschrift des Verfassers: Dr. Wolfgang Scherzinger, Nationalpark Bayerischer Wald, 8352 Grafenau.





SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES



3 9088 900248444